

Untersuchungen über Bau
und Ontogenese der Cupula,
Infloreszenzen und Blüten sowie zur
Embryologie bei Vertretern der Fagaceae
und ihre Bedeutung für die Systematik

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

BEAT SAMUEL FEY

aus Lenzburg AG

begutachtet von

Herrn Prof. Dr. P. K. Endress

von Dach Druck AG Lyss

1981



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Untersuchungen über Bau
und Ontogenese der Cupula,
Infloreszenzen und Blüten sowie zur
Embryologie bei Vertretern der Fagaceae
und ihre Bedeutung für die Systematik

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von
BEAT SAMUEL FEY
aus Lenzburg AG

begutachtet von
Herrn Prof. Dr. P. K. Endress

von Dach Druck AG Lyss
1981

Untersuchungen über Bau
und Ontogenese der Oculi
Insekten und deren sowie zur
Embryologie der Vertebraten der Fagogen
und ihre Bedeutung für die Systematik

von
Dr. phil. phil. phil.
Dr. phil. phil. phil.
Dr. phil. phil. phil.



UNIVERSITY OF LEIDEN
LIBRARY

3.4.1.4. Vergleiche einheimischer Vertreter	39
3.4.1.5. Vertreter übriger Gattungen	42
3.4.2. Ontogenese und Embryologie einheimischer Vertreter	45
4. DISKUSSION	53
4.1. Männliche Infloreszenzen	53
4.2. Cupula und weibliche Infloreszenzen	55
4.3. Männliche Blüten	67
4.4. Weibliche Blüten	68
4.5. Beziehungen zwischen Entwicklungsrhythmus, Blütezeit, Blütendauer, Bestäubungsbiologie und geographischer Verbreitung	71
4.6. Systematik	73
4.6.1. Probleme bezüglich Unterfamilien, Tribus und Gattungen	73
4.6.2. Vergleich mit den Betulaceen	81
ZUSAMMENFASSUNG	83
LITERATURVERZEICHNIS	88
ABBILDUNGEN	95
Fagus sylvatica	95
Castanea sativa	120
Quercus robur	132
Vergleiche obiger Arten	146
Nothofagus	158
Trigonobalanus	164
Castanopsis	166
Chrysolepis	170
Lithocarpus	172
Das neue Cupula-Modell	174
REM-Aufnahmen	180
CURRICULUM VITAE	

1. EINLEITUNG

Die Familie der Fagaceen stellt einen natürlichen Formenkreis mit engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gattungen dar. Eine höchst eigentümliche Fruchthülle, die Cupula, sowie morphologische Ähnlichkeiten der Infloreszenzen und Blüten legen dies nahe. Die Familie ist besonders in den gemässigten Gebieten der nördlichen Hemisphäre stark vertreten und spielt stellenweise sogar die wichtigste Rolle in der Waldvegetation. In Mitteleuropa sind Arten der Gattungen *Fagus* und *Quercus* von hervorragender Bedeutung. Es liegt deshalb auf der Hand, dass viele Aspekte der Familie Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen waren. Umso verwunderlicher ist es, dass wenige ausführliche, vergleichende, entwicklungsgeschichtliche Arbeiten über den reproduktiven Bereich vorliegen. Die Gründe dafür liegen wohl darin, dass die Entwicklungsphase von der Blütenanlage bis zur reifen Frucht lang ist, dass junge generative Knospen äusserlich vielfach von vegetativen kaum zu unterscheiden sind, dass die Bäume nicht jedes Jahr gleich häufig blühen und dass das Material mit dem Mikrotom oft schwierig zu bearbeiten ist. Insbesondere die komplexe und für die Familie so charakteristische Cupula hat bisher zwar mannigfache, aber keine befriedigende morphologische Deutung erfahren. Ziel dieser Arbeit ist es nun, mehrere Vertreter der Familie bezüglich Cupula-, Infloreszenz- und Blütenbau vergleichend zu betrachten und auch für systematische Erwägungen zu verwenden.

Besonderer Dank gebührt dem Leiter dieser Arbeit, Herrn Prof. Dr. P.K. Endress, für seine grossen Bemühungen und sein mir freundlicherweise zur Verfügung gestelltes Material. Weiter danke ich meinen Eltern für ihr Verständnis und finanzielle Mithilfe, dann meiner Frau Käthy für ihre Mitarbeit bei Zeichnungen und Reinschrift, sowie meinen Studienkollegen, besonders Herrn W. Krähenbühl, für kritische und fruchtbare Gespräche. Für die guten Bilder aus dem Rasterelektronenmikroskopischen Labor bin ich Frau D. Metzger und Herrn U. Jauch zu Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. W.L. Philipson, Christchurch, New Zealand, danke ich für das gesandte Material von zwei *Nothofagus*-Arten. Allen Personen, die irgendwie zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, sei herzlich gedankt.

2. MATERIAL UND METHODEN

Neben Untersuchungen der äusseren Morphologie von lebendem Material und Herbarbeispielen ist vor allem in FAA fixiertes Material dreifach verwendet worden:

- Beobachtungen mit der Stereolupe
- Präparate für die Rasterelektronenmikroskopie
- Herstellung von Dauerpräparaten: Dabei wurde das fixierte Material zuerst entwässert, dann über Xylol in Paraplast überführt und schliesslich je nach Objekt 5 - 15 μm dick mit dem Mikrotom geschnitten. Als Färbungen der Schnitte dienten die Kombinationen Safranin-Fastgreen, Fuchsin-Astrablau und Safranin-Astrablau.

Technische Schwierigkeiten:

Bei älteren Stadien liegt Verholzung, bei jungen bereits starke Behaarung vor, was das Schneiden erschwert. Bei besonders starker Verholzung wurden mit einigem Erfolg folgende zwei Mittel angewandt:

- Gemisch Wasser-Glycerin 2:1 (Gerlach 1969)
- Gemisch Eisessig-Aethylalkohol (60 %) 1:9 oder 2:8 (Gifford 1950).

Die angeschnittenen Objekte wurden in das Gemisch gebracht und dort mindestens einen Tag belassen. Guten Erfolg erreichte ich damit, dass entsprechendes Material vor dem Entwässern mindestens einen Tag in H_2O mit wenigen Tropfen konzentrierter HCl gelagert wurde.

Eine Gefahr bei schwierigen Objekten ist, dass sich jeder Schnitt beim Weiterdrehen vom Messer löst und am Paraplastblock haften bleibt. Eine sehr einfache Methode dagegen besteht darin, sorgfältig mit einem Pinsel jeweils den letzten Schnitt am Messer festzuhalten. Auf diese Weise entstehen wieder die gewünschten Schnittbänder. Als nützlich erweist sich ferner, das Messer regelmässig mit Xylol zu reinigen oder zusammen mit dem Block in Eiswasser abzukühlen. Im schlimmsten Fall mussten die Schnitte einzeln auf den Objektträger überführt werden.

Wenn nichts weiter erwähnt ist, handelt es sich bei folgendem um in FAA fixiertes Material:

Fagus sylvatica L.

- Endress, 792, ontogenetische Reihe, 6.9.69 - 31.5.70, Zürich-Leimbach

- Fey, 1, ont. Reihe, 29.4. - 17.10.74, Homberg, Seetal AG
- Fey, 2, ont. Reihe, 8.5. - 17.10.74, Homberg, Seetal AG
- Fey, 3, ont. Reihe, 29.4. - 15.9.74, 23.6. - 20.8.75, Staufberg AG
- Fey, 4, ont. Reihe, 8.5. - 15.9.74, 23.6. - 20.8.75, Staufberg AG
- Fey, 5,6, ont. Reihen, 23.6. - 20.8.75, Staufberg AG
- Fey, 7, ont. Reihe, 28.3.77 - 17.4.79, Bot. Garten Zürich
- Fey, 8,9,10, ont. Reihen, 13.6. - 10.8.79, Bot. Garten Zürich
- reife Cupulae, s. nom., s. num. [Z], Abb. 11

Fagus orientalis Lipsky

Frischmaterial, alter Bot. Garten Zürich

Castanea sativa Mill.

- Fey, 11, ont. Reihe, 8.6.76 - 29.5.80, Bot. Garten Zürich
 Fey, 12, ont. Reihe, 10.7. - 18.10.78, Pura II
 Fey, 13, ont. Reihe, 31.7. - 18.10.78, Pura II

Quercus robur L.

- Endress, 784, ont. Reihe, 30.8.69 - 24.5.70, Zürich-Leimbach
 Endress, 2214, 28.5.70, Forch ZH
 Fey, 14, ont. Reihe, 8.6.76 - 10.8.79, Bot. Garten Zürich

Quercus ilex L.

- Fey, 15, ont. Reihe, 9.6. - 23.10.78, Bot. Garten Zürich

Quercus petraea (Matt.) Liebl.

- Fey, 16, 25.5.78, Niederweningen ZH

Quercus vestita Rehder & Wilson

- Lau, 466, 3.9.1932 [Z], Abb. 95.6.

Trigonobalanus doichangensis Forman

- Herb. Lugd. Batav., 4822, 11.1.1972 [Z]

Trigonobalanus verticillata Forman

- Wanner, s. num., 3.7.1970, Borneo [Z]

Nothofagus menziesii Oerst.

- Philipson, 18.12.77, Christchurch, New Zealand [Z]

Nothofagus solandri Oerst. v. cliffortioides Oerst.

- Philipson, ont. Reihe, 16.10. - 24.11.77 [Z]

3.1. Bau der männlichen Infloreszenzen

Die Infloreszenzen der Fagaceen stellen meist "Kätzchen" dar. Sie stehen in der Achsel von Laubblättern oder von weiter unten am Spross sitzenden Knospenschuppen. Vielfach stehen die männlichen Infloreszenzen proximal, die weiblichen und androgynen distal an einem Trieb, wobei die Blühzone unterbrochen sein kann. Uebergangsformen zwischen beiden Kätzchentypen kommen vor. Grundsätzlich stehen die beiden ersten Phylome der Kätzchen transversal, die folgenden spiralig.

3.1.1. Fagus sylvatica

Die Blüten sitzen dicht zu einem Köpfchen zusammengedrängt am Ende der schlaffen, hängenden Infloreszenzachse. Die Anzahl der Blüten pro Köpfchen beträgt 6 - 23 (Material von 5 Bäumen). 12 Kätzchen ergeben einen Durchschnitt von 14,9 Blüten pro Infloreszenz.

Sehr junge Stadien, isoliert aus Knospen vom August 1975 und 1979 sowie vom Juli 1979 sollen den Aufbau des Köpfchens zeigen (Abb.1-2, 96.3.-4.). In allen untersuchten Beispielen von drei Bäumen fehlt eine Endblüte an der Infloreszenzachse. Die Infloreszenzachse läuft in höchstens einen kleinen Höcker aus (Abb. 96.3.). Die beiden ersten Blütenanlagen sind zunächst ungleich stark entwickelt (Abb. 7). Neben jeder entstehen zwei weitere Blütenanlagen, und dieses Verzweigungsmuster setzt sich mehrmals weiter fort (Abb. 2, 96.4.). Anordnung und Entstehungsfolge der Blüten legen somit ein zymöses Verzweigungssystem nahe, wobei die meisten Verzweigungen dichasial sind, am Schluss aber teilweise nur noch Monochasien gebildet werden. Dies wird auch durch den Leitbündelverlauf (Abb. 3-4) bestätigt, indem sich stets Spurstränge höherer mit solchen nächst tieferer Ordnung verbinden. Auf das Fehlen der Endblüte weist ein nach oben zu blind endendes, allerdings verschieden stark ausgebildetes Prokambium hin (Abb. 3.5.). Betrachten wir eine Querschnittserie durch eine Infloreszenz vom 20. August 1975 in basipetaler Richtung, so besitzt das Leitgewebe der Blütenstiele zunächst eine dreieckige bis rundliche Form (Abb. 3.2.). Schliesslich entstehen drei deutlich voneinander getrennte kollaterale Bündel (Abb. 3.3.-5.), die sich in charakteristischer Weise gegenseitig anordnen und basal gemein-

sam mit den Bündeln aller übrigen Blüten zu einem in sich geschlossenen Band vereinigen (Abb. 3.6.).

Brett (1964), der sich bisher am eingehendsten mit den männlichen Blütenständen von *Fagus* befasst hat, hat eine bis drei Brakteen beobachtet und deutet sie als mögliche Tragblätter der Seitenachsen erster und/oder zweiter Ordnung. An älteren Infloreszenzen fand ich 0 - 3 Brakteen, an ganz jungen oft vier (Abb. 5-6). Sie stehen jeweils vor den Blüten zweiter Ordnung. Es gibt Beispiele, die zeigen, dass zwei dieser Brakteen, die unterhalb einer der beiden ältesten Blüten stehen, miteinander verwachsen sind (Abb. 5.2.). Sie gehören zusammen und bilden offenbar das Tragblatt dieser Blüte. Somit können die vier Brakteen zu zwei in transversaler Stellung stehenden Phyllomen zusammengefasst werden, wobei die einzelnen Zipfel mit Stipeln, homolog den Knospenschuppen im vegetativen Bereich, verglichen werden können. Oft sind einzelne von ihnen reduziert oder fehlen (Abb. 5.3. und 6). Diese Stipeln werden im Laufe der Ontogenese auf verschiedene Höhen der Infloreszenzachse verschoben und sind hinfällig. Weitere Tragblätter von später angelegten Blüten höherer Ordnungen fehlen.

3.1.2. Castanea sativa

Im Gegensatz zu *Fagus* sind die männlichen Blütenstände lange, schlanke Kätzchen mit steifer Achse. Es handelt sich um Thyrsen meist ohne Endblüte (Codaccioni 1962). Die Kätzchen eines untersuchten Baumes enthielten ungefähr 35 - 100 PI. Die ersten beiden PI sitzen in der Achsel der Vorblätter und sind transversal gestellt, die folgenden spiralig. Die beiden transversal stehenden PI sind bei männlichen Kätzchen oft dürftiger entwickelt als die oberen spiralig gestellten. Eine PI besteht meist aus sieben Blüten mit Tragblättern. Benachbarte Tragblätter können miteinander verwachsen sein. Bemerkenswert ist, dass in der Achsel der zuletzt angelegten Schuppen ungegliederte Höcker stehen. Diese stellen offenbar sich nicht weiter differenzierende Blütenanlagen vierter Ordnung dar (Abb. 28, 97.2./4.). Der Winkel α , der sich aus der Verbindung der Primanblüte mit den beiden Sekundanblüten ergibt, beträgt etwa 50° (Abb. 28).

Grundstruktur einer PI:

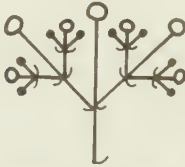


Abb. 97.3. zeigt als Ausnahmeerscheinung eine PI, bei der zwei benachbarte Blütenanlagen dritter Ordnung miteinander verwachsen sind.

Der Leitbündelverlauf der PI ist gegenüber *Fagus* insofern anders, als hier die Dreiteilung der Blütenspuren nur angedeutet ist. Somit fehlen auf der Seite von T1 die Spurenteile der Blüten I und II (Abb. 30).

3.1.3. Weitere Vertreter

Bei den meisten übrigen Gattungen stellen die Infloreszenzen Ähren, bzw. Thyrsen mit gestauchten PI-Achsen dar (eigene Beobachtungen und nach Reece 1938, Hjelmqvist 1948, Forman 1964a, Soepadmo 1968, 1970, 1972).



Trigonobalanus
Castanopsis
Lithocarpus



Trigonobalanus
Chrysopsis
Lithocarpus



Castanopsis
Lithocarpus
Quercus



Nothofagus

Das Vorhandensein von Blütentragblättern ist bei diesen Gattungen nicht untersucht worden ausser bei *Quercus robur*. Hier kommen nur ab und zu längliche, bisweilen zweiteilige Tragblätter vor (Abb. 48.1.).

Bei *Nothofagus* finden sich in der Achsel von Laubblättern einzelne

Blüten oder Dreiergruppen. Die Infloreszenzachse ist kurz, die Blütenachsen extrem kurz.

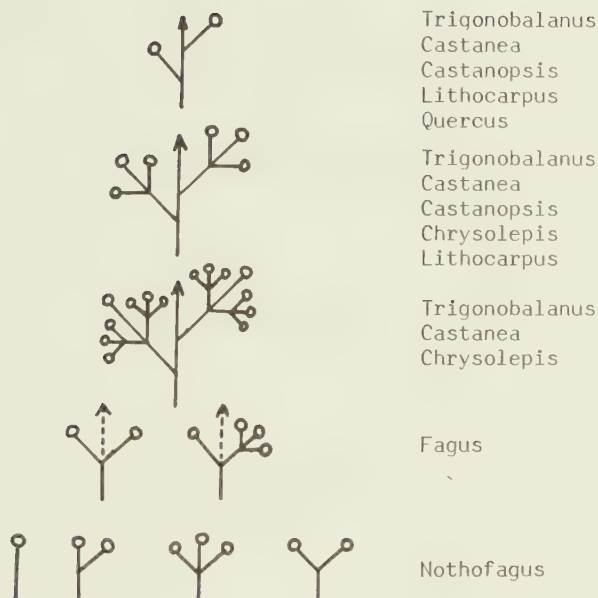
Neben diesen Beispielen sind noch andere, weniger häufige Infloreszenzformen zu erwähnen. Soepadmo (1970) zeigt bei *Lithocarpus* vier Typen: männliche, weibliche, androgyne und gemischte Infloreszenzen. Sämtliche Fagaceenblütenstände können in diese vier Typen eingegliedert werden. Unter gemischten Infloreszenzen versteht Soepadmo (1970) Kätzchen mit regellos abwechselnd weiblichen und männlichen PI, während bei androgynen Kätzchen zwischen einer männlichen und einer weiblichen Zone zu unterscheiden ist. Androgyne Kätzchen kommen bei *Trigonobalanus*, *Lithocarpus*, *Castanea* und *Chrysopsis* vor, während die ersten beiden Gattungen auch gemischte Kätzchen besitzen (Soepadmo 1970, 1972). Der Aufbau der männlichen PI an gemischten oder androgynen Kätzchen ist im wesentlichen gleich wie bei rein männlichen Kätzchen.

Bei verschiedenen Gattungen sind auch Doppelkätzchen beschrieben worden. Dabei ist anstelle einer PI ein neues, primär razemöses Achsensystem entwickelt: *Lithocarpus* (Prantl 1887, Hjelmqvist 1948, Brett 1964, Soepadmo 1970), *Trigonobalanus* (Forman 1964a, Soepadmo 1972, Lozano et al. 1979) und *Castanea* (Benčat 1967). Zumindest teilweise handelt es sich hier nur um Bildungsabweichungen.

3.2. Bau von Cupula und weiblichen Infloreszenzen

Die weiblichen Blüten der Fagaceen stehen wie die männlichen meist in kätzchenförmigen Infloreszenzen oder stellen kopfenförmige Aggregate dar. Im Unterschied zu den männlichen jedoch wird jede Blüte oder jedes Blütenaggregat von einer Cupula umgeben. Zur Blütezeit ist die Cupula allerdings unscheinbar, doch wächst sie später stark heran und spielt als oft bewehrtes Hüllorgan der Früchte eine Rolle.

Als erstes sollen Ausschnitte aus häufigen Infloreszenzformen ohne Berücksichtigung der Cupula schematisch dargestellt werden. Neben eigenen Beobachtungen liegen dabei Angaben aus der Literatur zugrunde (Hjelmqvist 1948, Forman 1964a, Soepadmo 1968, 1970, 1972, Abbe 1974).



Ausser der Infloreszenzachse sind die meisten Achsen gestaucht, bei Nothofagus kann auch erstere kurz sein. Es hat sich als sinnvoll erwiesen, Infloreszenzen und Cupula im Zusammenhang zu beschreiben (Kap. 4.2.).

3.2.1. Castanea

Untersucht wurde *Castanea sativa*. An einem blühenden Spross stehen proximal männliche Kätzchen mit typisch gebauten, oft siebenblütigen PI, die einen Dichasialwinkel von etwa 50° besitzen (Abb. 28). Distal stehen androgyn Kätzchen mit oft zwei weiblichen PI in transversaler Stellung an der Infloreszenzbasis. Der Dichasialwinkel weicht von dem der männlichen PI stark ab. Er beträgt etwa 165° (Abb. 31.3.). Darüber folgen in spiraliger Stellung die männlichen PI. Rein weibliche Kätzchen fehlen. Die Anzahl der PI eines androgynen Kätzchens ist geringer als jene der männlichen, nämlich oft um etwa 35 (gegenüber 35 - 100). Die Blüten jeder weiblichen PI sind gesamthaft von einer Cupula umgeben.

Zuerst soll die äussere Morphologie einer in der Entwicklung fortgeschrittenen Cupula beschrieben werden. Die ausgewachsene Cupula stellt

eine stachelige Hülle dar, die die Früchte einer PI umgibt und die sich mit vier Klappen öffnet. Bei genauerer Betrachtung sieht man, dass die Stacheln in Büscheln stehen und dass neben den Stacheln auch Schuppen vorkommen. Bei noch unreifen Cupulae wird zudem deutlich, dass Stachelbüschel und Schuppen nicht zufällig angeordnet sind, sondern ein gewisses Muster bilden. Dazu ist eine Querschnittserie durch eine dreiblütige PI zu betrachten (Abb. 31). An ihrer Basis befindet sich über den gut abgrenzbaren, breiten T1 und T2 ein Kreis weiterer Brakteen. Darüber folgen weitere Kreise von Anhängseln. Auf einem solchen Kreis liegen in transversaler wie in medianer Stellung je vier Brakteen, immer zwei nebeneinander, im ganzen also acht. Zwischen diesen Zweiergruppen liegen regelmässig angeordnete Stachelbüschel (Abb. 33). Die acht Brakteen bilden acht vertikale Schuppenreihen, die in ausgewachsenen Cupulae durch die viel grösseren Stachelbüschel verdeckt werden. Zur Reifezeit springt die Cupula jeweils zwischen zwei benachbarten Schuppenreihen, also median und transversal, in vier Klappen auf. Eine Klappe besitzt somit an beiden Randzonen je eine vertikale Schuppenreihe, welche die Medianzone, die sich während der Ontogenese stark ausdehnt (Abb. 34) und mit Stacheln besetzt ist, umgeben. Besitzt eine PI zusätzlich eine vierte Blüte, so teilt sich auch die Cupula dementsprechend (Abb. 35). Anstelle von vier bilden sich fünf Klappen.

Betrachtet man die Querschnittserie (Abb. 31) von oben her, so finden sich zunächst neben Brakteen schwach ausgebildete Höcker, die sich etwas weiter unten zu einem alle drei Blüten umgebenden, in sich geschlossenen Ring vereinigen, an welchem Brakteen und Stachelgruppen inseriert sind. Der basale Leitbündelverlauf zeigt bei den Blüten Spuren ein dichasiales Muster, während die Cupularbündel auf verschiedenen Höhen ringherum in die vereinigten Blüten Spuren einmünden (Abb. 32). Die oben erwähnten Höcker werden etwa gleichzeitig mit den Blütenorganen angelegt, was RLM-Aufnahmen zeigen (Abb. 97.6.-8.). An die zwei äusseren Blütenprimordien schliessen zunächst seitlich je zwei Höcker, dann an jeden dieser vier beidseits zwei weitere an. Diese insgesamt zwölf Höcker schliessen zu einem Ring zusammen, an dem zahlreiche weitere Phyllome entstehen. Ihrer Lage und Entstehungsfolge nach scheinen diese zwölf Höcker mit den drei Blüten zusammen ein dichasiales System zu bilden.

Im Bereich der Höcker dritter Ordnung entstehen horizontale Reihen von Stachelanlagen. Die Brakteen setzen am Rande diese horizontalen Reihen fort und scheinen an den Höckern vierter Ordnung zu sitzen (Abb. 87.2. und 3.). Auffällig ist, dass die an die Hauptblüte angrenzenden Partien der Seitenblüten in der Entwicklung den übrigen Partien zunächst vorausseilen (Abb. 97.8.).

Besonders interessant im Zusammenhang mit dem Aufbau der Cupula sind Uebergangsformen zwischen männlichen und weiblichen PI. Schon Eichler (1878) wies auf Uebergangsformen an androgynen Kätzchen hin. Solche Uebergänge treten auf zwei verschiedenen Niveaux auf:

- an androgynen Kätzchen zwischen rein weiblichen und typisch männlichen PI
- an männlichen Kätzchen, die unmittelbar unter den androgynen stehen, und zwar an ihren basalen PI

Als gute Hinweise, Uebergänge schon in jungen Stadien festzustellen, dienen Cupularreste und Dichasialwinkel α .

Zum ersten Niveau:

Das in Abb. 29 dargestellte Beispiel zeigt vier dichasial angeordnete Blüten, die sich männlich entwickeln. Daneben befinden sich Cupularreste in Form von unregelmässig ausgebildeten Höckern und zahlreichen Phyllomen. Der Winkel α beträgt ungefähr 115° , ist somit intermediär zwischen normalen männlichen und weiblichen PI. Weiter distal an diesen Kätzchen finden sich PI mit normalen Siebnergruppen von Blüten.

Zum zweiten Niveau:

Eine REM-Aufnahme einer solchen PI (Abb. 97.4.) zeigt keine Cupularreste. Hingegen ist α gleich gross wie bei weiblichen PI. Anstelle der Cupula sind vier Blüten dritter und acht VP vierter Ordnung mit ihren Tragblättern T3 und T4 vorhanden.

Betrachtet man entsprechende Phyllome und auch Tragblätter niedrigerer Ordnungen einer weiblichen PI, so stellt man beträchtliche Grössen- und Formunterschiede fest. Oft gilt: $T1 > T2 > T4 \text{ (median)} > T3$ und $T4 > \text{übrige Cupularphyllome}$.

Beispiele:



Brakteen der Klappenrandzone:



Neben Zweiteilung können auch Verwachsungen zwischen Phyllomen auftreten. Ausser Brakteen treten an der Cupula aber auch Stacheln auf. In der Literatur findet man wenig über diese in der Medianzone der Klappen sich befindenden Anhängsel. Čelakowsky (1890) bildet ein "Stachelblatt" von *Castanea vulgaris* ab. Forman (1966) weist auf verzweigte Stacheln bei *Chrysopsis chrysophylla* hin. Da aber ein solches "Stachelblatt" sehr komplex und dreidimensional verzweigt ist, stellt sich die Frage, ob es nicht aus mehreren Organen zusammengesetzt ist. Tatsächlich lässt sich ein kompliziertes, dichasial gebautes Sprosssystem rekonstruieren, wobei jeder Stachel als Phylloem aufgefasst werden kann und oft deutliche "Tragstacheln" zutage treten, die allerdings mit der Achse emporgehoben werden können (Abb. 33). Ein "Tragstachel" erster Ordnung ist immer vorhanden.

3.2.2. Fagus

Untersucht wurde die einheimische *Fagus sylvatica*. Das weibliche Köpfchen besteht aus zwei mehr oder weniger opponierten Blüten. Dieses Blütenpaar wird von einer 4-klappigen Cupula umgeben. Jede Blüte wird von zwei Klappen flankiert. Im Gegensatz zu *Castanea* sind die vier Klappen nicht kongenital verwachsen. Zudem sind sie nur mit Schuppen besetzt, Stacheln fehlen. Unter den Klappen findet sich oft eine Braktee, welche wie bei der männlichen Infloreszenz einer Stipel des Tragblattes einer Blüte entspricht. Auch hier können sich die Stipeln ungleich entwickeln (Abb. 8), teilweise fehlen oder selten gegenseitig verwachsen. Wie bei den PI von *Castanea* kommen Uebergangsformen zwi-

schen männlichen und weiblichen Infloreszenzen vor. Allerdings manifestieren sie sich nur im Dichasialwinkel α . Während α im typisch männlichen Köpfchen etwa 90° beträgt, ist sein Wert im weiblichen ungefähr 150° . Im Uebergangsgebiet gibt es männliche Blütenstände mit "weiblichem" α (Abb. 96.5.). Infloreszenzen mit mehr als zwei Blüten zeigen ein dichasiales Verhalten der Klappen (Abb. 11, Cole 1923).

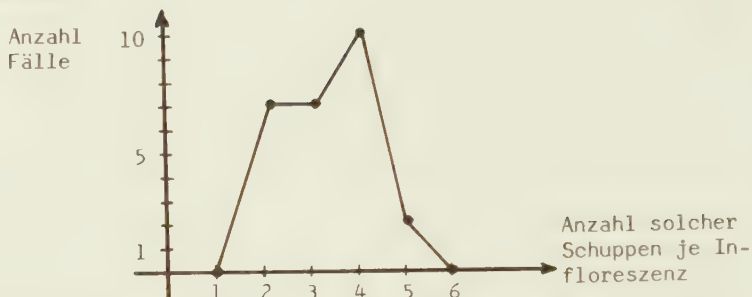
REM-Aufnahmen von jungen Stadien zeigen, wie unterhalb jedes Blütenprimordiums seitlich zwei Höcker entstehen. An jedem der insgesamt vier Höcker werden wiederum seitlich - wenn auch weniger deutlich - weitere Höcker angelegt (Abb. 96.6.-8.). Wie bei *Castanea* weist auch hier Stellung und Anlagefolge dieser Höcker darauf hin, dass es sich beim weiblichen Blütenstand mitsamt der Cupula um ein dichasiales Verzweigungssystem handelt. Betrachten wir eine Querschnittserie durch eine Hälfte eines jungen Köpfchens (Abb. 9), so wird auf dieses dichasiale System auch durch den Leitbündelverlauf hingewiesen. Dieser ist vergleichbar mit jenem des männlichen Blütenstandes. In jeder Klappe befinden sich drei längs verlaufende Hauptbündel, die mit den in jungen Stadien gebildeten Höckern (VP) korreliert sein dürften. Diese drei Spurstränge verbinden sich in dichasialer Weise mit jenen der Blüten (Abb. 9.8./10).

Nun sind noch die länglichen bis fädigen Cupularphyllome zu erwähnen. Sie stehen einigermaßen alternierend in ungefähr acht mehr oder weniger horizontalen Reihen. Die untersten Phyllome entstehen stets an den Achsen dritter Ordnung und können mehrteilig sein (Abb. 9.8./96.6.-8.).

Unterhalb jeder Cupularklappe sitzt normalerweise eine längliche Braktee. Sie wurde bis jetzt als Tragblatt dieser Klappe gedeutet. Vergleiche mit andern Gattungen zeigen aber, dass Tragblätter vor allem unterer Ordnungen oft geteilt sein können (Abb. 44). Bei näherer Untersuchung der Infloreszenzen von *Fagus* zeigt sich eine ähnliche Formmannigfaltigkeit dieser Braktee wie bei den männlichen Kätzchen. Bei *Fagus sylvatica* sind folgende Fälle beobachtet worden:



Fagus orientalis:



Gleich wie bei der männlichen Infloreszenz gilt offenbar auch hier, dass alle Brakteen unterhalb einer der beiden Blüten zusammengehören und als Gesamtheit T1 darstellen. Wenn zwei getrennte Brakteen vorliegen, können diese als "Stipeln" von T1 angesehen werden.

3.2.3. Nothofagus

Eine weibliche Infloreszenz von *Nothofagus* besteht aus einer bis zu drei Blüten, die von einer Cupula umgeben sind. Diese kann ähnlich wie bei *Fagus* freie Klappen besitzen. Die Klappen können je nach Art aber verschiedengradig verwachsen sein. Es gibt andererseits auch Arten ohne jegliche Cupula (van Steenis 1953, 1971, Soepadmo 1972). In den beiden unten beschriebenen Arten besitzt die Cupula freie Klappen.

N. menziesii:

Der Aufbau des weiblichen Kätzchens gleicht jenem von *Fagus*. Zwei im Querschnitt dreieckige Blüten werden von vier Klappen umgeben. Im Unterschied zu *Fagus* fehlen aber an den Klappen sich apikal abhebende Höcker. Vielmehr zeigt eine Querschnittserie (Abb. 71), wie zahlreiche Brakteen gegen unten einfach allmählich miteinander zur Klappe verwachsen. Die zahlreichen walzenförmigen Brakteen einer Klappe stehen in etwa fünf horizontalen Reihen (Abb. 71.8.). Im Laufe der Ontogenese strecken sich die Internodien der Klappen, während die Anzahl der Phyllome nicht mehr ändert. Die einzelnen Klappen werden schmal und hoch.

N. solandri:

Bei *N. solandri* besteht die weibliche Infloreszenz aus einer Endblüte, einer Blüte erster Ordnung und drei Cupularklappen, von denen eine an-

stelle einer dritten Blüte steht (Abb. 72). Die Cupula ist gleich aufgebaut wie bei *N. menziesii*, nur sind ihre Brakteen an jeder Klappe zu Lamellen verwachsen, die höchstens apikal einige Zipfel aufweisen. Die einzelnen Klappen besitzen übereinander drei bis vier solcher Lamellen.

3.2.4. Trigonobalanus

Die Cupula dieser Gattung besitzt Klappen, die oben frei und im untersten Abschnitt miteinander zu einem die Blüten umgebenden Ring verwachsen sind. Aussen an den Klappen sitzen Schuppen. Apikal sind keine Höcker zu erkennen.

T. doichangensis:

Zwei Beispiele sollen kurz beschrieben werden (Abb. 74). Beim ersten besteht die PI aus zwei Sekundanblüten und vier Klappen. Die Primanblüte fehlt. Fünf horizontale Brakteenreihen sind entwickelt. Dies führt zu einem ähnlichen Aufbau, wie er bei *Nothofagus menziesii* verwirklicht ist. Beim zweiten Beispiel findet sich eine Primanblüte mit drei Klappen. Anstelle von zwei dichasial folgenden Sekundanblüten stehen zwei Klappen. Im Gegensatz zu den vorher besprochenen Gattungen und dem obigen Beispiel tritt hier eine adaxiale Klappe mit zwei horizontalen Brakteenreihen dazu.

T. verticillata:

Bei einem älteren Beispiel wurde die äussere Morphologie und mit einer Querschnittserie auch der innere Bau untersucht. Es handelt sich dabei um eine PI mit drei Blüten und fünf Klappen, wobei je zwei Klappen an eine Sekundan- und eine adaxiale Klappe an die Primanblüte anschliessen (Abb. 75). Die adaxiale Klappe besitzt etwa vier, die restlichen Klappen etwa sieben Brakteenreihen. Zusätzlich finden sich in der Basis der Cupula zwischen den Blüten kleine Vorwölbungen, die wohl Andeutungen adaxialer Klappen der Sekundanblüten darstellen. Ein solcher Höcker ist im untersuchten Beispiel zu einem fädigen Gebilde ausgewachsen, dessen Höhe ungefähr jener der Klappen entspricht.

T. excelsa:

Nach den Abbildungen von Lozano et al. (1979) ist der Cupularaufbau dieser kürzlich in Südamerika entdeckten Art gleich wie bei *T. verticillata*.

3.2.5. Castanopsis

Diese Gattung zeigt eine grosse Vielfalt in der äusseren Morphologie der Cupulae. Bei einem Teil der Arten ähneln sie oberflächlich jenen von *Castanea*, indem sie mit Stachelgruppen bedeckt sind, bei andern kommen als Anhängsel auch nur Schuppen vor. Ähnlich wie bei *Fagus* und *Castanea* besitzt die Cupula neben Schuppen noch sich von diesen abhebende Höcker. Die Klappen sind miteinander verwachsen und reissen erst bei der Fruchtreife teilweise unregelmässig auf.

C. acuminatissima:

Als Beispiel dient eine weibliche PI mit einer Primanblüte, umgeben von einem Cupularring (Abb. 77). Dieser Ring besitzt apikal drei Höcker (Apices), von denen ein im Querschnitt länglicher adaxial und zwei rundliche transversal an beiden Blütenseiten liegen. Diese drei Höcker können als in die Cupula integrierte Blütenanlagen gelten. Sie sind im Gegensatz zu den Anhängseln stark behaart und im histologischen Präparat anders gefärbt. Eine seitliche Klappe besitzt beidseits des Apex je zwei vertikale Schuppenreihen und dazwischen die Stachelanlagen, während die adaxiale Klappe etwa vier vertikale Brakteenreihen aufweist. An jungen Früchten sind sämtliche Brakteen unscheinbar entwickelt. Im abaxialen Bereich sind vier Zonen besonders hervorgehoben durch den Besitz von dicken, aber sehr kurzen Schuppen, in deren Achseln wenige kurze Stacheln sitzen. Die gegenseitige Anordnung dieser Schuppe und ihrer Stacheln lässt einen dichasialen Aufbau erkennen (Abb. 78). Der Leitbündelverlauf in der Basis der PI zeigt ein dichasiales Verzweigungsmuster (Abb. 79).

Vergleicht man diese Cupula mit jener von *Castanea*, so zeigt sich, dass hier anstelle von zwei seitlichen Blüten prominente Cupularapices vorliegen und dass der abaxiale Cupularteil ähnlich wie jene Gesamtcupula gebaut ist. Die adaxiale Klappe, von der sich bei *Castanea*

nichts findet, ist etwas einfacher gebaut, indem ihr Stacheln fehlen.

C. hystrix:

Die untersuchte PI besitzt drei Blüten, die von einem geschlossenen Cupularring umgeben sind (Abb. 80). Die Cupularapices sind schwach ausgebildet. Wie das Diagramm dieser PI (Abb. 80.2.) zeigt, besitzt die Cupula im abaxialen Bereich genau die gleiche Anhangszonierung wie *C. acuminatissima*. Die adaxiale Klappe enthält aber anstelle von vier nur zwei vertikale Brakteenreihen. Die erwachsene Cupula sieht derjenigen von *Castanea* insofern ähnlich, als lange, dichasial verzweigte Stachelsysteme ausgebildet sind. Allerdings besitzen diese zusätzlich zahlreiche kleine, stachelartige Gebilde, die hier als Emergenzen aufgefasst werden (Abb. 80.4.). Das Leitgewebe in der PI-Basis deutet wiederum auf den dichasialen Grundaufbau hin (Abb. 80.3.).

C. concinna:

Auch hier stehen die Stachelgruppen in horizontalen Reihen und sind dichasial aufgebaut. Die einzelnen Stacheln sind relativ kurz (Abb. 82.1.).

C. inermis:

Die Struktur der Cupula dürfte ähnlich sein wie bei *C. hystrix*. Wir finden aber keine Stacheln, dafür in horizontalen Reihen angeordnete Brakteen, die bisweilen in Gruppen gehäuft vorliegen, was auf gestauchte Dichasien hinweist. Es gibt auch Cupulae ohne jegliche Anhängsel (Abb. 82.2.).

C. sclerophylla:

Die Frucht ist kugelig und von einer bis fast zum Griffel ausgebildeten, becherförmigen Cupula umgeben, welche nur Brakteen trägt. Dieser Aufbau erinnert an jenen von *Quercus* (Abb. 82.3.).

3.2.6. Chrysolepis

Untersucht wurden ältere Entwicklungsstadien von *Chrysolepis chrysophylla*. Die Cupula ist wie bei *Castanea* und einem Teil der Arten von *Castanopsis* mit Stachelgruppen und Schuppen besetzt. Eine PI im Frucht-

stadium wurde in ihre Teile zerlegt (Abb. 83.1.). Dabei zeigten sich vier Blüten, eine Priman-, daran transversal anschliessend zwei Sekundan- und schliesslich noch eine Tertianblüte. Die Cupula besteht aus bis auf verschiedene Höhen miteinander verwachsenen Klappen. An die Blüten höchster Ordnung schliessen gegen aussen gewöhnlich zwei Klappen an (Abb. 83.1.-4.). Zusätzlich treten eine adaxiale, oft zweilappige Klappe an der Primanblüte und zwischen den Blüten Zwischenklappen, die häufig auch zweilappig sind, auf (Abb. 83.1.-3.). Letztere können als adaxiale Klappen der Sekundan- und Tertianblüten aufgefasst werden. Somit besitzt jede Blüte eine adaxiale Klappe. Querschnitte (Abb. 83.2.) zeigen bei den Zwischenklappen die Zweilappigkeit insofern, als sie zuoberst aus zwei dreieckigen Zonen bestehen, die sich weiter unten zu einem einheitlichen Gebilde vereinigen. Ferner weist die Anordnung der Anhangsorgane auf ihre doppelte Natur hin, worauf schon Forman (1966) aufmerksam gemacht hat. Im Gegensatz zu *Castanea* und *Castanopsis* fehlen apikale Höcker auf den Cupularklappen. Die Stachelgruppen bilden wie bei *Castanea* ein dichasial verzweigtes System (Abb. 83.5.). Die einzelnen Stacheln werden ebenfalls wie bei *Castanea* im Laufe der Fruchtreife sehr lang und können in ihrer Position verschoben werden. Die Klappen laufen in solche Stachelsysteme, die bisweilen eine stark gestreckte Basis besitzen, aus (Abb. 83.4.). Brakteen finden sich an den Klappenbasen, sowie in vertikalen Reihen an ihren Randzonen ähnlich wie bei *Castanea* und *Castanopsis*.

3.2.7. Quercus

Im Unterschied zu allen vorher besprochenen Gattungen ist bei *Quercus* jede Frucht separat von einer becherförmigen Cupula umgeben, die sich nicht mit Klappen öffnet. Näher untersucht wurde die einheimische Art *Q. robur*. Eine ausgewachsene Cupula besitzt im ganzen ungefähr zehn horizontale Schuppenreihen. Die einzelnen Schuppen, die übereinanderliegen, alternieren mehr oder weniger. Ihre Grösse nimmt gegen oben ab. Schuppen innerhalb einer horizontalen Reihe sind verschieden gross. Die Schuppenanzahl der oberen Reihen ist gegenüber jener der unteren deutlich erhöht.

Ende April ist die weibliche Aehre erst ungefähr 800 μm lang und befindet sich noch in der geschlossenen Knospe. Jede Blüte sitzt in der Achsel einer Braktee (T1). Nur die untersten 1 - 3 Anlagen liefern später normale Blüten, während die apikalen Blüten- und T-Anlagen klein bleiben und degenerieren. Sie bilden zuvor ein blütenähnliches, aber anormales Gebilde mit stigmaähnlichem Oberflächengewebe und ohne Cupula. Eine fertile Endblüte fehlt also.

Basal an jeder normalen Blütenanlage entstehen in transversaler Stellung zwei Vorblätter (T2, Abb. 45/46/98.3.). Darauf bildet sich um jedes Blütenprimordium ein Ringwulst aus (Abb. 98.3.-4.), an dessen Spitze sich vier diagonale Höcker entwickeln (Abb. 98.4.). Diese Höcker differenzieren sich zu Schuppen. Kurz danach entsteht erneut ein Kreis von Schuppen, die einigermaßen mit den vorhergehenden alternieren (Abb. 98.5.-6.). In diesem Stadium ist die Cupula auf der Seite der Blütenabstammungsachse gefördert. Nun wachsen die äusseren Schuppen so stark an, dass die inneren von ihnen überdeckt werden (Abb. 46).

3.2.8. Lithocarpus

Untersucht wurde *L. celebicus*. Jede einzelne Blüte ist wie bei *Quercus* von einer eigenen Cupula in Form eines Bechers umgeben. Besteht eine PI aus mehr als einer Blüte, so sind ihre Cupulae an den Berührungsebenen miteinander verwachsen. Die Phyllome stehen in horizontalen Reihen übereinander. Verfolgt man eine Querschnittserie von oben nach unten, so verwachsen die obersten Schuppen an ihren Basen allmählich miteinander zu einem kompakten Achsenkörper.

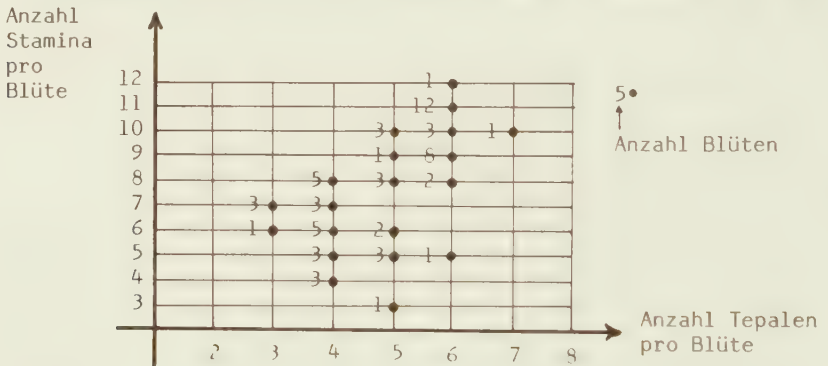
Bei *L. schlechteri* bilden die Schuppen am oberen Teil der Cupula ebenfalls horizontale Reihen, im unteren Teil dagegen sind sie zu horizontalen Lamellen verschmolzen (Abb. 85).

3.3. Männliche Blüten

3.3.1. Bau zur Blütezeit

3.3.1.1. *Fagus sylvatica*

Eine männliche Blüte besteht aus einem glockenförmigen Perianth, das eine wechselnde Anzahl von Stamina und ein in der Mitte der Blüte stehendes, fädiges Pistillodium umgibt (Abb. 12). Die Zahlenvariabilität der Organe ist beträchtlich. So schwankt sie bei den Stamina in meinem Untersuchungsmaterial von fünf Bäumen zwischen drei und dreizehn. Am häufigsten finden sich acht Stamina, oft auch zwölf. Tepalen schwanken von drei bis sieben; meist kommen sechs vor. Gefundene Blütenformeln: $P(4)A_8$, $P(5)A_{10}$, $P(6)A_9$, $P(6)A_{10}$, $P(6)A_{11}$, $P(6)A_{12}$. Diagramme: Abb. 13.



Dieser Darstellung liegen 64 untersuchte Blüten von 3 Bäumen zugrunde. Oft gilt, dass bei mehr Tepalen auch mehr Stamina pro Blüte vorkommen. Die Staubblätter besitzen im ausgewachsenen Zustand ein langes Filament. Ihre grossen Antheren zeigen eine Konnektivspitze (Abb. 15.1.-2.) und sind extrors, intrors oder aequifazial (Abb. 14), sowie etwa doppelt so lang wie breit. Die Theken setzen sich an der Ansatzstelle des Filamentes basal fort, so dass die Antheren leicht pfeilförmig erscheinen (Abb. 15).

Leitbündelverlauf (Abb. 16): Tepalen und Stamina besitzen je ein Leitbündel. In der Blütenbasis vereinigen sich die Bündel der epitepalen Stamina mit jenen der entsprechenden Tepalen (Abb. 16.2.). Die übrigen Staminalbündel ordnen sich je zwischen zwei Perianthspurkomplexe ein

(Abb. 16.3.). Es entsteht eine im Querschnitt dreieckige Verbindungslinie des Leitgewebes. Benachbarte Bündel verschmelzen gegen unten, wobei sich solche Komplexe über eine kurze Strecke wieder aufteilen können. Das schwach ausgebildete Pistillodiumbündel vereinigt sich in der Blütenbasis mit einem Perianthspurkomplex (Abb. 16.5.-6.). Im oberen Teil des Blütenstiels bilden die Spurstränge im Querschnitt einen zusammenhängenden, dreieckigen Komplex, der sich in der Region der Blütenstielverwachsungen in drei gesonderte Portionen aufteilt (Kap. 3.1.1.).

3.3.1.2. Castanea sativa

Die einzelnen Blüten sind sehr klein und besitzen ein unscheinbares Perianth mit kurzer Röhre. Die Stamina bestehen aus einer kleinen Anthere und einem langen, weisslichen Filament. Diese zahlreichen Filamente geben der Infloreszenz das Aussehen einer "Pinseblume".

Ähnlich wie bei *Fagus sylvatica* liegt auch hier eine beträchtliche Zahlenvariabilität vor. So finden sich zwar meist sechs, an Blüten dritter Ordnung oft auch fünf Tepalen, die an der Basis verwachsen sind. Blüten I und II besitzen meist zwölf Stamina, Blüten III oft etwas weniger (9 - 12, Abb. 36/37). Das Filament setzt etwa auf halber Höhe der Anthere an. Die Theken setzen sich apikal leicht und basal ausgeprägter selbständig fort. Die nach aussen gerichteten Antheren (sekundär extrors!, Kap. 3.3.2.2.) sind etwa gleich hoch wie breit (Abb. 39). Im Zentrum der Blüte sitzt ein aus etwa sechs ungleich grossen Teilen bestehendes Organ, offenbar ein Pistillodium (Abb. 36/37). Die Teile sind oben frei (50 - 100 μm hoch), unten symplykat verwachsen mit einer zentralen Höhle (ca. 150 μm hoch). Das Oberflächengewebe ist plasmareich und sekretorisch, sodass sich beim Berühren Glucose-Testpapier (TES-tape) von gelb nach blaugrün färbt. Es wird somit in Anpassung an Insektenbestäubung glucosehaltiger Nektar abgesondert (Daumann 1941). Ausserdem verbreitet die Blüte einen eigenartigen Geruch, der offenbar besonders auf Käfer attraktiv wirkt (Stäger 1946, Porsch 1950). Der Leitbündelverlauf der Blüte entspricht ungefähr dem von *Fagus*. Das Pistillodium besitzt in jedem Teil ungefähr drei Bündel, die sich mit nahen Perianth-Stamina-Spuren verbinden

(Abb. 37/38). Diese relativ reiche Leitbündelversorgung des Pistillodiums steht offenbar mit seiner sekretorischen Funktion im Zusammenhang (Frei 1955).

3.3.1.3. Quercus robur

An einem hängenden Kätzchen finden sich zahlreiche Blüten ährig angeordnet, meist ohne Tragblatt. Es ist oft schwierig, die Tepalenzahl zu bestimmen, da die einzelnen Zipfel von stark verschiedener Form und Grösse sind (Abb. 48). Der Einfachheit halber zähle ich hier jeden Zipfel mit einem Leitbündel als ein Phyllom. In den untersuchten 22 Blüten von einem Baum schwankt die Anzahl Tepalen von fünf bis acht, wobei fünf am häufigsten vorkommen. Die Staminalzahl variiert von vier bis sieben, wovon wiederum die Zahl fünf am meisten auftritt.

Beispiele von Blütenformeln: $P(5)A_5$, $P(5)A_6$, $P(6)A_4$, $P(6)A_5$, $P(6)A_6$, $P(8)A_5$, $P(8)A_7$. Diagramme: Abb. 47.

Ein Pistillodium fehlt. Die Antheren sind leicht H-förmig, was bedeutet, dass das Konnektiv oben ($170\text{ }\mu\text{m}$) und unten ($240\text{ }\mu\text{m}$ im untersuchten Beispiel) von den Theken überragt wird (Abb. 50). Extrorse Antheren sind am häufigsten, doch treten auch introrse auf. Die Stamina liegen oft epitepal. Das Verhältnis von Länge zu Breite der Antheren beträgt 1,1 (Abb. 49). Der Leitbündelverlauf entspricht in den Grundzügen jenem von *Fagus* (Abb. 51).

3.3.1.4. Vergleich männlicher Blüten zur Blütezeit von einheimischen Arten

Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i>
Bestäubung	Wind	Insekten	Wind
Schauorgane	-	Stamina	-
Nektarium	-	Pistillodium	-
Duft	-	aminös	-
Blüten-QS			
Stellung der Organe	wirtelig oder spiralig	wirtelig oder spiralig	wirtelig
Blütenstiel	verschieden lang	fehlt	sehr kurz
Perianth (ausgewachsen)	ca. 3,5 mm hoch, glockenförmig, $\pm$ regelmässige Form, Röhrenanteil über 50 %	ca. 1,5 mm hoch, glockenförmig, $\pm$ regelmässige Form, Röhrenanteil ca. 20 %	ca. 2,5 mm hoch, ausgebreitet-flach, unregelmässige Form, Röhrenanteil ca. 30 - 50 %
Anzahl Tepalen	3-6-7 (meist 3 Ecken-tepalen)	5-6 (meist 3 Ecken-tepalen)	5-8 (-)
Länge der Tepalen	$\pm$ gleich	$\pm$ gleich	stark unterschiedlich
Stamina	extrors, intrors, aequifazial; leicht pfeilförmig; basifix	intrors (sekundär extrors!); pfeilförmig bis leicht H-förmig; dorsifix	extrors, intrors; leicht H-förmig; basifix
Anzahl Stamina	(3)-8-11-12-(13)	9-12	4-5-7
Antheren	gross (1800 μ m)	klein (400 μ m)	gross (1800 μ m)
Konnektivspitze	+ (ca. 40 μ m)	-	-
Länge/Breite-Index der Anthere	2,2	0,9	1,1
Pollen-QS in FAA	45-50 μ m	11-14 μ m	30-35 μ m
Filament [in mm]	3-4	4	0,2-1
Pistillodium	fadenförmig	"6" oben freie Teile	-

Leitbündelverlauf der männlichen Blüten (Blütezeit):

Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i>
Anzahl Bündel pro Tepalum	1	1	1 (manchmal schwach ausgebildet)
Strecke Tepalumapex bis oberes Ende dieses Bündels	ca. 100-300 μm	ca. 50-150 μm	ca. 200-800 μm
Transfusionstracheiden an der Spitze der Tepalen	-	+	-
Anzahl Bündel pro Stamen	1	1	1, oben zweigeteilt (Abb. 50/51.1.)
Strecke Konnektivapex bis oberes Ende Staminalbündel	ca. 30 μm	ca. 30 μm	jeder Ast etwa 30 μm über den Konnektivapex in das freie Thekenende ziehend (Abb. 51.1.)
Transfusionstracheiden an der Spitze der Stamina	-	-	-
Staminalbündel hadrozentrisch	+ (Abb. 16.8.)	+ (Abb. 37)	+ (Abb. 50)
Pistillodiumbündel	1 kleiner Strang	ca. 18 Bündel	-
Transfusionstracheiden an der Spitze der Pistillodiumbündel	-	-	-
Anzahl Komplexe auf Höhe der Organvereinigung	12 (bei 12 Stamina) (Abb. 16)	12 (bei 12 Stamina) (Abb. 38)	6 (bei 6 Stamina) (Abb. 51)

3.3.2. Ontogenese und Sporogenese

Die jahreszeitlichen Angaben beziehen sich auf Exemplare aus dem schweizerischen Mittelland (vgl. Artenliste, Kap. 2).

3.3.2.1. Fagus sylvatica

Entwicklung der Blütenorgane:

Größen- und Proportionsänderungen der Organe im Laufe ihrer Entwicklung sind in Tabellen (Abb. 64.1.-2.) dargestellt. Auf diese Weise lassen sich Wachstumserscheinungen der Organe gut verfolgen und auch mit jenen anderer Gattungen vergleichen.

Die Blütenorgane werden bereits im Sommer des Vorjahres angelegt. Anschliessend findet eine ausgeprägte erste Wachstumsphase statt, die nach der Winterruhe in eine zweite, absolut gesehen noch stärkere, relativ gesehen schwächere Wachstumsphase übergeht, die nach der Anthese ihren Abschluss findet. Der Röhrenanteil des Perianthes nimmt prozentual im Sommer stark zu und bleibt dann etwa gleich. Der Antherenanteil der Stamina nimmt im Sommer prozentual ab, bleibt über den Winter gleich, um im Frühling erneut abzunehmen. Zur Anthesezeit besitzen die Staubblätter somit lange Filamente, welche die Antheren aus dem Perianth herausragen lassen.

Pollensackwandentwicklung (Abb. 17):

Etwa Mitte August beginnt die histologische Differenzierung des meristematischen Primordialgewebes der Anthere. Durch perikline Teilungen der subepidermalen Schicht an den vier Antherenkanten entstehen innen die AMZ, aussen eine primäre Wandschicht, die später zusammen mit der Epidermis die Pollensackwand liefert (Abb. 17.1.). Weitere perikline Teilungen der primären Wandschicht nach dem Basis-Typ (Terminologie nach Davis 1966) führen dazu, dass die Wand bereits im September aus oft fünf Schichten besteht: Epidermis, prospektives Endothecium, (1-)2(-3) Zwischenschichten und Tapetum. Im März findet die weitere Differenzierung statt (Abb. 17.2.). Die zukünftigen Pollenhohlräume bilden sich, die Zwischenschichten flachen sich ab. Auch die Epidermis plattet sich allmählich ab. Nach einer intensiven Teilungsphase hört die mitotische Vermehrung der Tapetumzellen bereits im September auf. Später treten Kernteilungen auf, sodass die Zellen Anfang März zweikernig sind. Sie bleiben bis in den April hinein erhalten. Dann lösen sich ihre Membranen teilweise auf. Die Zellen trennen sich und das Tapetum degeneriert. Es liegt somit ein Sekretionstapetum vor (Abb. 17.3.).

Gegen Ende April besteht die Wand praktisch nur noch aus dem Endothecium, dessen Zellen sich stark vergrössert haben. Von Epidermis und Zwischenschichten bleiben nur Reste erhalten. Die sekundären Wandverdickungen im Endothecium bilden sich und verholzen kurz vor der Anthesezeit (Abb. 17.5.). Im Gebiet des Stomiums sind die Zellen sehr klein und degenerieren (Abb. 17.4.).

Sporogenese (Abb. 17)

Im September liegt das vielzellige Archespor nach einigen mitotischen Teilungen der AMZ vor. In einem Querschnitt sind je Pollensack etwa drei bis fünf Archesporzellen zu sehen. Sie gehen im Februar direkt in die PMZ über, in denen die Meiose erfolgt (Abb. 17.2.).

3.3.2.2. Castanea sativa

Besonders bemerkenswert ist, dass die Blühperiode ziemlich lang ist (Kap. 3.4.2.) und dass ein Teil der Blüten im Vorjahr, der grössere Teil dagegen erst im Blühjahr selbst angelegt werden. Auch sonst gibt es im Gegensatz zu *Fagus sylvatica* eine grosse Variabilität in der Entwicklungszeit der Blüten:

- Knospen, welche im nächsten Jahr blühende Kätzchen enthalten, sind ungleich entwickelt.
- Innerhalb einer Knospe sind die basalen Kätzchen weiter entwickelt als die distalen.
- An einem Kätzchen sind die basalen Blüten weiter entwickelt als die distalen.
- In einer PI (Dichasium) sind die Blüten tieferer Ordnung weiter entwickelt als jene höherer Ordnung.
- Männliche und androgyne Kätzchen verhalten sich verschieden (Kap. 3.4.2.).

Trotzdem soll versucht werden, wichtige Etappen etwas vereinfacht darzustellen, wobei in erster Linie auf Blüten, die erst im Frühjahr angelegt werden, eingegangen wird.

Obwohl auch hier die Variabilität gross ist, soll ein Schema ungefähre Zeitangaben vermitteln. Es handelt sich um eine PI eines männlichen Kätzchens der unteren Blühzone. Wir können feststellen, wie die Ent-

wicklung von Blüten niedriger Ordnung derjenigen von Blüten höherer Ordnung vorausseilt. Nebenbei sei vorweggenommen, dass sich auch die weiblichen PI ähnlich verhalten. Ihre Blüten erster Ordnung eilen zunächst in der Entwicklung stark voraus, werden aber von den Blüten höherer Ordnungen gegen Ende Juni eingeholt.

Männliche Kätzchen:

	B I	B II	B III	B IV (z.T. VP)
Juli				
Juni			Anthere und Filament deutlich unterscheidbar	z.T. Anthere und Filament deutlich unterscheidbar, z.T. Anlage Pistillodium, z.T. Anlage Stamina
Mai	Anthere und Filament deutlich unterscheidbar	Anthere und Filament deutlich unterscheidbar Anlage Pistillodium, Anlage Stamina	Anlage Pistillodium Anlage Stamina Anlage Perianth	z.T. Anlage Tepalen Anlage B IV
April	Anlage Pistillodium, Anlage Stamina Perianthanlage	Anlage Perianth	Anlage B III	
März	Anlage B I (z.T. früher)	Anlage B II		

Im Unterschied zu *Fagus sylvatica* blühen hier die meisten Blüten in der gleichen Vegetationsperiode, in der sie angelegt wurden. Bei diesen zeigt sich entsprechend nur eine Wachstumsphase (Abb. 64.3.-5.). Namentlich die Stamina entwickeln sich in den Monaten Juni und Juli äusserst stark. Bei ihrer Entwicklung verhalten sich die Filamente eigentümlich (Abb. 39). Sie beginnen mit einem starken Längenwachstum in der noch geschlossenen Blütenknospe und krümmen sich dabei. Bei der Oeffnung der Knospe strecken sie sich und orientieren die intrors angelegten Antheren nach oben und aussen (sekundär extrors). Beim Pistillodium vergrössert sich der symplicate Abschnitt stärker als der asymplicate (Abb. 64.5.).

Entwicklung der Antheren von männlichen Kätzchen (Abb. 40):

Gegen Ende Mai werden die Pollensäcke erkennbar. Die Differenzierung des primordialen Meristems hat begonnen (Abb. 40.1.-2.). Die Zellen der subepidermalen Schicht teilen sich in AMZ und Wandzellen. Weitere perikline Teilungen der letzteren führen zu vier bis fünf Wandschichten (mit der Epidermis). Dabei wurden der Basis- und Dikotylen-Typ beobachtet (Abb. 40.3.-4.). Es entstehen somit ein bis zwei Zwischenschichten, die sich im Juni abflachen und degenerieren. Der Hohlraum, der die Pollenkörner enthält, wird gebildet. Die gerbstoffreiche Epidermis plattet sich zum Teil ab und degeneriert. Auch wird Anfang Juni das Tapetum ausdifferenziert, wobei die Zellen oft zweikernig werden. Diese bleiben bis Anfang Juli erhalten, degenerieren aber rasch (Auflösung der Membranen, Sekretionstapetum). Die Wand besteht schliesslich Anfang Juli vorwiegend aus dem Endothecium (Abb. 40.5.).

3.3.2.3. Quercus robur

Da die Perianthausbildung äusserst variabel ist, ist es schwierig, Perianthlänge und Röhrenanteil darzustellen (Abb. 48). Immerhin zeigt erstere zwei Wachstumsphasen, wobei das Hauptwachstum im Frühjahr stattfindet, während es im vorhergehenden Sommer schwach ist. Der Röhrenanteil ist einer sehr grossen Variabilität unterworfen und schwankt durchschnittlich immer um 50 % der Gesamtlänge. Die Länge der Stamina verhält sich ähnlich wie jene des Perianths. Im Unterschied zu *Fagus* bleibt das Filament auch zur Blütezeit kurz. Die Staubblätter

treten aber dennoch bei der Anthese frei nach aussen, weil das Perianth relativ flach ausgebreitet liegt. Diese Wachstumserscheinungen sind in Abb. 64.6.-7. dargestellt.

Die Entwicklung der Antherenwand (Abb. 52) verläuft ähnlich wie bei *Fagus sylvatica*. Allerdings finden sich hier selten zwei, sondern meist nur eine Zwischenschicht. Im Endothecium liegen oft zwei durch perikline Teilungen auseinander hervorgegangene Zellen übereinander, was bei *Fagus* äusserst selten vorkommt. Die Sporogenese ist gleich wie bei *Fagus*, ausser dass hier auch frühreife Kätzchen mit Meiose im Spätsommer gefunden wurden (Kap. 3.4.2.).

3.3.2.4. Vergleich einheimischer Arten

Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i>
Blütenprimordium	Juni/Juli	April	Juli
Tepalenanlage	Ende Juli	Mai	August
Staminalanlage	Anfang August	Mai	August
Pistillodiumanlage	Mitte August	Mai	-
Gliederung der Stamina in Anthere und Filament	August	Anfang Juni	Ende August
Pollensackwand:			
- Differenzierungsbeginn	Mitte August	Ende Mai	August
- Frühentwicklung	Basis-Typ	Basis- und Dikotylen-Typ	Dikotylen-Typ
- Anzahl Zwischenschichten	1-2-3	1-2	1-(2)
- definitive Anzahl Wandschichten erreicht	September	Juni	Ende August
- reife Anthere	1. Hälfte Mai	Ende Juni und Juli	1. Hälfte Mai
- Tapetum	2-kernig	2-kernig	2-kernig
AMZ	August	Ende Mai	August
Vielzelliges Archespor	Anfang September	Anfang Juni	Ende August
PMZ	Februar	Anfang Juni	Februar
Mioseabschluss	Anfang April	Mitte Juni	Ende März

* Frühlingsblüten

Längenwachstum der Organe (Abb. 64):

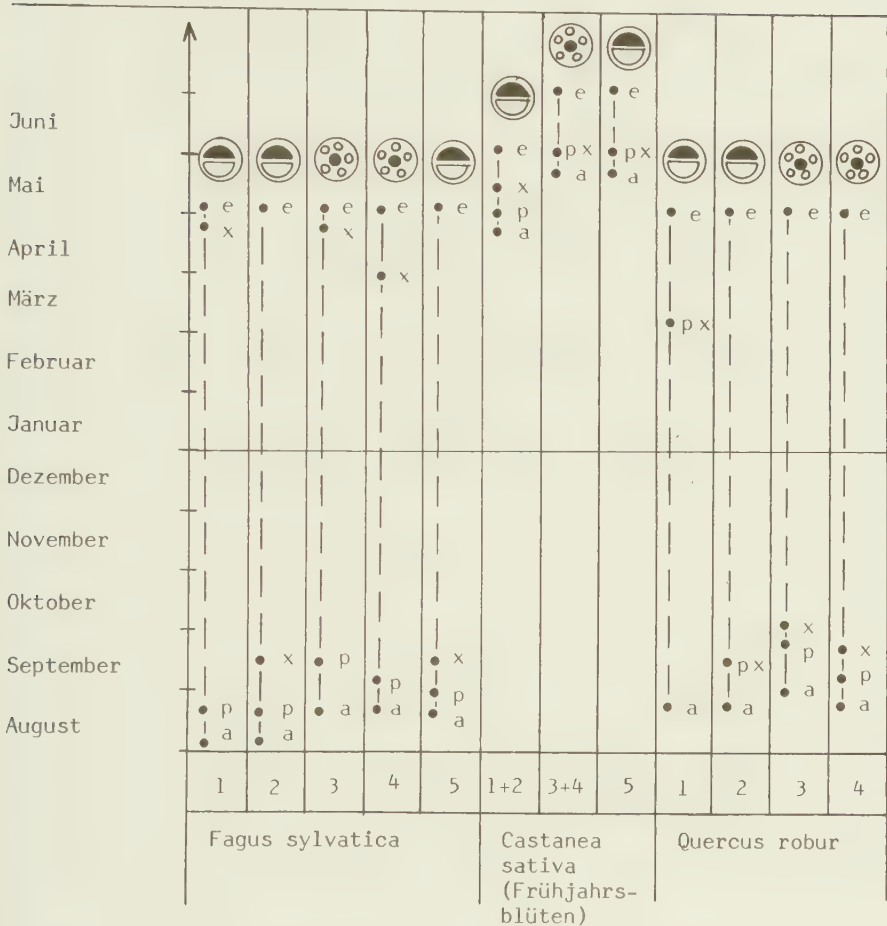
Die durchschnittlichen Längen der verschiedenen Teile wurden in erster Linie durch Auszählen von Querschnittserien mit bekannter Schnittdicke ermittelt. Von jedem Stadium wurden eine bis drei Blütenhüllen, ein bis fünf Stamina und ein Pistillodium gemessen.

Bei *Castanea sativa* setzt sich die Höhe des Pistillodiums aus jenen des asymplikaten und des syplikaten Abschnittes zusammen. Beim Messen war jeweils der Durchschnittswert der Extreme massgebend. Untersucht wurden Frühljahrsblüten erster Ordnung.

Resultate:

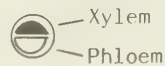
Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i> (Abb. 64.1.-2.)	<i>Castanea sativa</i> (Abb. 64.3.-5.)	<i>Quercus robur</i> (Abb. 64.6.-7.)
Hauptzunahme der Perianth- und Röhrenlänge (Kurven 1-3)	Sommer und Frühjahr	April bis Juni, Röhre: Mai/April	vorwiegend im Frühjahr, im Sommer wenig ausgeprägt
Röhrenanteil in [%] des Perianths im Laufe der Ontogenese (Kurve 4)	im Sommer zunehmend, dann gleich bleibend	im Mai und Juni zunehmend	immer um etwa 50 % betragend
Hauptzunahme der Staubblatt- und Antherenlänge (Kurven 5-7)	vorwiegend im Frühjahr, im Sommer wenig ausgeprägt	Juni	vorwiegend im Frühjahr, im Sommer wenig ausgeprägt
Antherenanteil in [%] der Stamina im Laufe der Ontogenese (Kurve 8)	stark abnehmend im Sommer und im Frühjahr (→ Anthese)	stark abnehmend im Mai und Juni (→ Anthese)	nur im Mai abnehmend (→ Anthese)
Hauptwachstum des Pistillodiums (Kurven 9-10)	Sommer und Frühjahr	Mai und Juni	-
Wachstum seiner Abschnitte (Kurven 11-12)	-	der syplikate Abschnitt wird höher	-

Leitbündeldifferenzierung der männlichen Blüten:



Legende:

- a Anlage der ersten Leitbündel (prokambial)
- p erste Phloemelemente ausdifferenziert
- x erste Xylemelemente ausdifferenziert
- e Endzustand der Leitbündel erreicht
- 1 Tepalenmittelbündel (oberer Teil)
- 2 Tepalenmittelbündel (unterer Teil)
- 3 Staminalebündel (oberer Teil)
- 4 Staminalebündel (unterer Teil)
- 5 Pistillodiumbündel (oben und unten)



Quercus robur und *Fagus sylvatica* zeigen mehr oder weniger gleiches Verhalten. Ihre Prokambien treten im August auf. Das Phloem erscheint meist vor dem Xylem.

Bei *Fagus sylvatica* sind die Bündel der Eckentepalen gegenüber denen der Tepalen des inneren Kreises zunächst weiter entwickelt. Bei *Quercus robur* sind alle Tepalenbündel gleich weit entwickelt.

Bei *Castanea sativa* ist die Differenzierung der im Frühjahr angelegten Blüten auf ungefähr zwei Monate zusammengedrängt. Perianthbündel von im Sommer angelegten Blüten besitzen dagegen bereits im November oder Dezember Xylem und Phloem. Auch Staminabündel zeigen dann gelegentlich schon Xylemelemente, während Bündel des Pistillodiums höchstens prokambial angelegt sind.

3.4. Weibliche Blüten

3.4.1. Bau

3.4.1.1. *Fagus sylvatica*

Die weiblichen Blüten von *Fagus sylvatica* sind unscheinbar. Sie besitzen ein Perianth von sechs kleinen, an ihrer Basis verwachsenen Schuppen. Das Perianth vereint sich an der Ovarspitze mit dem Gynoecium. Das Gynoecium besteht aus drei verwachsenen Karpellen mit langen ab spreizenden Griffelästen (Abb. 96.1.). Die Blüten sind im Bereich des Ovars dreikantig, wobei die Kanten in ausgeprägte Dorsalflügel ausmünden.

Näher beschrieben wird eine Blüte zur Anthesezeit (3. Mai 1970, Abb.20). Die sechsteilige Blütenhülle umgibt das unterste Viertel der asymptikaten und rund die Hälfte der symplikaten Zone, wird also von den drei Narben weit überragt. Die drei vor den Ovarkanten stehenden Tepalen sind etwas dicker und länger und oben weiter nach aussen geneigt als die drei andern. Basal treten die Tepalen in eine dreieckig-rundliche Umrisslinie ein, auf der sie miteinander zu einer Röhre verwachsen. Diese Röhre vereint sich mit der Ovarspitze. Ueber den Mittelbündeln sind die Tepalen jeweils verdickt. Diese Verdickung geht bei den drei

Eckentepalen im Bereich der Röhre allmählich in grosse Dorsalflügel über, die sich an den Kanten der Blüte bis auf die Höhe des synasziadiaten Abschnittes fortsetzen. Die Perianth-Ovar-Verwachsung beginnt von oben her an den Ovarkanten, erfasst dann die Mitten der Ovarseiten und danach auch die übrigen Teile (Abb. 20.6.).

Das Gynoecium besteht aus drei verwachsenen Karpellen. Seine Gesamthöhe beträgt fünf bis sechs Millimeter vom Boden der Karpellhöhlen an bis zu den Narbenspitzen. Davon verteilen sich etwa 60 % auf den asymplikaten, etwa 30 % auf den symplikaten und etwa 10 % auf den synasziadiaten Abschnitt.

Die asymplikate Zone wird gebildet aus drei Narbenästen, die oben im Querschnitt transversal abgeflacht und im Bereich des Dorsalmedianus etwas verdickt sind. Ein Ventralspalt ist oben angedeutet und wird nach unten ausgeprägter (Abb. 20.1.-3.).

Die symplikate Zone beginnt, indem die drei Narbenäste sich aneinandern legen und verwachsen. Die stattlichen Dorsalflügel im Bereich des Ovars heben sich nach unten zu immer weniger deutlich ab (Abb. 20.4.-8.).

In der Zone der Perianth-Ovar-Verwachsung beginnen die Innenwinkel der Ventralspalten sich so auszuweiten, dass ein im Querschnitt dreieckiger Hohlraum entsteht. Die eine Kante dieses Hohlraumes setzt sich in den eigentlichen Ventralspalt fort, während die beiden andern allmählich ebenfalls je zu einem Spalt auslaufen. Beide Spalten zusammen bezeichne ich als Querspalt. An seiner Aussenseite ist die Epidermis periklin aufgespalten (Abb. 21). Im obersten Bereich der synasziadiaten Zone hat sich der aus dem Querspalt entstandene Hohlraum weiter ausgedehnt. Er wird durch die zwei Samenanlagen fast ganz ausgefüllt und umgrenzt durch die nach innen etwas verdickten Septen und die dorsale Ovarwand. Die Hohlraumabgrenzung ist hier im Querschnitt trapezförmig (Abb. 20.9.).

Unterhalb der Ansatzstelle der Samenanlagen ist der Ventralspalt über eine kurze Strecke als schwache Eindellung noch angedeutet. Die innersten Teile der Septen fügen sich zu einem verdickten Zentrum zusammen, das weiter unten kreisrund und gegenüber den sich verkürzenden Septenanteilen allmählich grösser wird. Die Höhlen laufen schliesslich spitz gegen die Kanten zu aus (Abb. 20.10.-11.).

Pollenschlauch-Transmissionsgewebe (Abb. 68.1.):

Im apikalen Teil der Griffeläste verläuft es entlang der ventralen Oberfläche und umgibt weiter unten bis in die symplykate Zone hinein den gesamten Ventralspalt. Beim Querspalt befindet es sich nur an seiner Innenseite.

Haare im Innern des Ovars:

Dem Septenzentrum unterhalb der Ansatzstelle der SA entspringen zahlreiche einzellige Haare, während im Gegensatz zu *Castanea sativa* und *Quercus robur* die übrigen Hohlraumabgrenzungen kahl bleiben.

Leitbündelverlauf (Abb. 22):

a) Perianth: Jedes Tepalum wird durch ein Mittelbündel versorgt, das bereits 100 bis 150 μm unterhalb des Apex nachweisbar ist. In der Perianthröhre können zwischen den Mittelbündeln Zwischenbündel auftreten (Abb. 22.2.). Während sich Mittelbündel der seitlichen Tepalen und Zwischenbündel bald unterhalb der Verwachsung von Perianth und Ovar im Bereich der symplykaten Zone mit den Ovarwandbündeln vereinigen, verhalten sich die Mittelbündel der Eckentepalen insofern anders, als sie zwar gegen die Dorsalmediani der Karpelle zu verlaufen, sich aber erst weiter unten mit diesen zum Dorsalmedianuskomplex assoziieren (Abb. 22.3.).

b) Gynoecium: Im medianen Narbenbereich befindet sich der Dorsalmedianus. Zusätzlich liegen in jeder Karpellseite ein bis drei weitere kleinere Bündel. Die Bündel enden nach oben zu auf verschiedenen Höhen blind, wobei der Dorsalmedianus am weitesten hinaufreicht. Er ist bereits etwa 100 bis 200 μm unterhalb des Apex nachweisbar (Abb. 22.1.). Im symplykaten Bereich verschmelzen die seitlichen Bündel unter sich, bis meist nur noch zwei auf jeder Seite vorhanden sind. Zusätzlich können dort aber neue Bündel auftreten. Gegen unten nähern sich Gynoeciumbündel und Perianthspuren, sodass kurz vor dem Übergang zur synasziadiaten Zone neben den Bündeln in den Kanten noch zwei bis drei Bündel auf jeder Seite vorhanden sind (Abb. 22.3.).

Nahe neben dem Dorsalmedianus treten immer wieder kleinere Bündel auf, die bald in ihn hineinziehen. Im unteren Teil der symplykaten Zone teilt er sich in zwei Teile, die mit dem Spurstrang der Eckentepalen zusammentreten und den v-förmigen Dorsalmedianuskomplex bilden.

Im unteren Teil der symplikaten Zone beginnt in jedem Septum ein Leitbündel, welches sich auf Höhe der Samenanlagenansatzstelle mit zwei Ovularbündeln vereinigt. Alle diese Bündel verbinden sich schliesslich und bilden einen Komplex, den Synventralmedianus (Abb. 22.4.).

Die solide Blütenbasis ist die Region der Leitbündelquerverbindungen. Als erstes verbinden sich die Ecken des nunmehr dreieckigen Synventralmedianus mit den entsprechenden Dorsalmedianuskomplexen (Abb. 22.5.-7.).

Dieses System weicht darauf zu einem grossen Dreieck auseinander. Hier vereinigen sich auch die Bündel in den Blütenseiten mit diesem Dreieck (Abb. 22.8.). Weiter unten teilt sich das Dreieck in 15 bis 20 Bündel, von denen sich benachbarte gegen unten miteinander vereinigen (Abb. 22.9.-10).

c) Samenanlagen (Abb. 24): Das die Samenanlage versorgende Bündel führt durch den Funiculus in die Chalaza, in welcher das Leitgewebe stark ausgedehnt ist. Von hier aus erstrecken sich zahlreiche Leitbündel in das äussere Integument. Diese können sich gegen oben noch verzweigen. Ungefähr 15 Bündel enden nach oben zu blind. Ende Mai beträgt die Länge dieser Bündel ca. 450 μ m. Sie werden hadrozentrisch und sind im Juli fertig ausdifferenziert. Im basalen Teil des Nucellus finden sich zentral langgestreckte Zellen, die einen prokambialen Strang bilden.

3.4.1.2. Castanea sativa

Die weiblichen Blüten der Edelkastanie besitzen meist Kreise mit drei oder sechs Organen. Das epigyme und an der Basis verwachsene Perianth besteht aus zwei Kreisen mit je drei Phyllomen. Weiter innen folgen zwölf Staminodien, die ebenfalls auf zwei Kreisen liegen. Sie verwachsen wie auch das Perianth an der Ovarspitze mit dem Gynoeceum, das oft aus sechs auf zwei Kreisen liegenden Karpellen besteht. Der Blütenquerschnitt ist dreieckig.

Es ergibt sich die häufige Blütenformel: $P(3+3) \quad St_{6+6} \quad \overline{G(3+3)}$

Die Anzahl der Organe variiert:

a) Tepalen: meist 6, selten 5 oder 7

b) Staminodien: meist 12, selten 11. In einem Fall wurden 9 und anstelle des zehnten ein Griffel gefunden.

c) Karpelle: Hier ist die Variabilität am grössten; die Zahlen schwanken zwischen 5 und 9 (Beispiele von 4 Bäumen), wobei 6, 7 und 8 am häufigsten vorkommen.

Zur Blütezeit (Abb. 41) entspricht die Ausbildungsform der Blütenhülle derjenigen von *Fagus*, nur fehlen Dorsalflügel. Das Perianth zieht sich etwa dem untersten Drittel der asymplikaten Zone entlang (ca. 1000 μm) und verschmilzt im obersten Teil der symplikaten Zone (ca. 200 μm unterhalb des asymplikaten Bereiches) mit dem Gynoeceum. Die Verschmelzung beginnt von oben her bei der Tepalenmitte und ergreift erst weiter unten die übrigen Teile (Abb. 41.3.).

Die introrsen Staminodien bilden Pollensäcke, die aber keinen Pollen enthalten. Einzelne differenzieren ein Endothecium. In einem Beispiel beträgt die Gesamtlänge 410 μm und die Länge der Anthere 170 μm . Von oben nach unten verwachsen die epitepalen Staminodien zunächst mit den entsprechenden Griffelästen, dann erst mit den Tepalen. Die dazwischenliegenden verwachsen etwas weiter unten ebenfalls zuerst mit dem Gynoeceum, dann auch mit dem Perianth.

Die Griffeläste, von denen in seltenen Fällen zwei miteinander ein Stück weit verwachsen sind, weisen einen rundlichen Querschnitt auf. In der Mitte verläuft das Transmissionsgewebe, darum herum sind mehrere Leitbündel angeordnet, von denen sich eines durch etwas stärkere Ausprägung und seine Lage als Dorsalmedianus auszeichnet (Abb. 41.2.). Im Gegensatz zu *Fagus* ist die Narbe winzig und punktförmig am Apex. Sie besteht aus degenerierenden Zellen (Abb. 97.1.). Der Ventralspalt beginnt zuunterst in der asymplikaten Zone (Abb. 41.3.).

Die genäherten Griffeläste verwachsen von dorsal nach ventral zur symplikaten Zone. Auf gleicher Höhe verwächst das Gynoeceum mit dem Perianth. Weiter unten ist der Querschnitt ungefähr dreieckig mit stark abgerundeten Ecken. Der Karpelhohlraum ist ähnlich gestaltet wie bei *Fagus* (Abb. 41.4.-8.).

Die synasziolate Zone ist zur Blütezeit noch sehr kurz. Die Querschnittsform der Ovarhöhlen ist hier ziemlich variabel im Gegensatz zu *Fagus* (Abb. 41.9.).

Das Pollenschlauch-Transmissionsgewebe (Abb. 68.2.) verläuft im Zentrum der Griffeläste und umgibt in der unteren symplikaten Zone den gesamten Ventralpalt. Beim Querspalt befindet es sich wie bei *Fagus sylvatica* nur an seiner Innenseite.

Zahlreiche Epidermiszellen der Ovarhohlräume bilden einzellige Haare aus. Solche Haare entspringen aber nicht nur dem Septenzentrum wie bei *Fagus sylvatica*, sondern der ganzen Hohlraumabgrenzung im Ovar, sogar auch oberhalb der Ansatzstelle der SA.

Der Leitbündelverlauf gleicht dem von *Fagus sylvatica*. Es treten aber zusätzlich Staminodialbündel auf. Ausserdem besitzen die Griffeläste sehr viele Lateralbündel. Ventralbündel, die oben an die Ovularbündel anschliessen, fehlen. Dafür enden verschiedene seitliche Griffelastbündel, die nicht nach dorsal abweichen, im Gebiet der Ovarspitze blind.

3.4.1.3. Quercus robur

Näher beschrieben werden Blüten zur Anthesezeit (Abb. 54, 55). Die weibliche Blüte von *Quercus robur* ist sehr klein. Sie besteht aus einem sieben- bis zehnteiligen, am Grunde zu einer Röhre verwachsenen Perianth, das in einem Kreis steht, und einem Gynoeceum aus zwei bis vier verwachsenen Karpellen. Das Perianth verwächst mit dem Gynoeceum in der mittleren Zone des symplikatens Abschnittes ringsherum auf gleicher Höhe. Im Gegensatz zu *Fagus sylvatica* fehlen Dorsalflügel. Die Narbenäste überragen die Tepalen und sind kopfig ausgebildet (Abb. 98.1.). Der Blütenquerschnitt in der Region des Ovars ist rund.

Beim Gynoeceum können eigentümliche Bildungen auftreten, die als Zwischenformen zwischen einem und zwei Karpellen angesehen werden können. Solche Gynoeceen zeichnen sich dadurch aus, dass sie beispielsweise vergrösserte Narbenäste aufweisen oder die entsprechende Ovarhöhle erweitert ist. In dieser Ovarhöhle treten zusätzlich zu den normalen Samenanlagen Ausbuchtungen des Blütenzentrums auf (Abb. 58.1.-6.). Ein Beispiel zeigt eine Ovarhöhle, in der neben den zwei üblichen noch eine dazwischenliegende dritte SA ausgebildet ist (Abb. 58.7.-11.).

Zur Blütezeit sind synasziatische Zone, Samenanlagen und Haare im Ovar-

innern noch nicht ausgebildet. Die Ovarhaare entwickeln sich später nach gleichem Muster wie bei *Castanea sativa*.

Die kopfigen Griffeläste sind im Querschnitt transversal abgeflacht. Da ein besonders ausgeprägtes Mittelbündel fehlt, ist ihr Mittelteil nicht verdickt. Gegen unten entsteht der Ventralspalt. Die genäherten Griffeläste flachen sich an ihrer Berührungsstelle ab und verwachsen zum symplikaten Abschnitt. Die inneren Hohlraumbegrenzungen verhalten sich ähnlich wie bei *Fagus sylvatica*. Der Blütenumriss ist indessen mehr oder weniger rund.

Die Variabilität der Anzahl Karpelle bei *Quercus* lässt sich durch Auszählen der Griffeläste ermitteln:

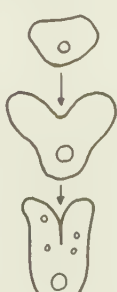
	Untersuchte Anzahl Blüten	Anzahl Griffel- äste pro Blüte (Mittelwert)
Q. robur : Endress, 784	10	2-3 (2,3)
Endress, 2214	37	2-4 (3,1)
Fey, 14	8	2-4 (2,9)
Q. petraea : Fey, 16	19	2-4 (3,3)
Q. ilex : Fey, 15	23	3-5 (3,9)

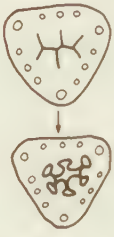
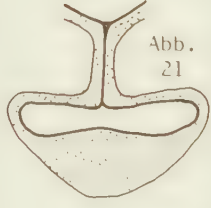
Der ventrale Bereich entlang der Oberfläche der Griffeläste stellt das Pollenschlauch-Transmissionsgewebe (Abb. 68.3.) dar. Dieses umgibt weiter unten den gesamten Ventralspalt ausser im oberen symplikaten Abschnitt, in dem es sich über eine kurze Strecke ins Karpellinnere verlagert. Beim Querspalt befindet es sich wie bei *Fagus sylvatica* nur an seiner Innenseite.

Das Leitbündelmuster (Abb. 56, 57, 59) gleicht dem von *Fagus sylvatica*. Anstelle eines Dorsalmedianus treten aber oft zwei Bündel auf, und oberhalb der Ovularspurstränge fehlen Ventralbündel oft.

3.4.1.4. Vergleiche einheimischer Vertreter

Merkmale zur Anthesezeit (Diagramme: Abb. 67)

Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i>
Anthesezeit	1. Hälfte Mai	2. Hälfte Juni bis Anfang Juli	1. Hälfte Mai
Perianth:			
- Anzahl Tepalen	(3+3)	(3+3) (meist)	(7-10)
- Anzahl Kreise	2	2	1
- Länge	alle Tepalen ähnlich lang		verschieden lang
- Tepalenabgrenzung	deutlich	deutlich	nicht überall deutlich
Endgültige Länge (1-2 Blüten):			
Totallänge	1700 μm	1020 μm	490 μm
Röhrenlänge	600 μm	260 μm	300 μm
Röhrenanteil in [%] der Totallänge	35	25	60
Perianth-Ovar- Verwachsung	Beginn beim Mittelbündel	Beginn beim Mittelbündel	unregelmässig auf $\pm$ gleicher Höhe
Dorsalflügel	+	-	-
Staminodien	-	+ (meist 12)	-
Gynoecium	(3)	(5-9), oft (3+3)	(2-4)
asymplikate Zone (ausgewachsen)	4000 μm	3400 μm	500 μm
asymplikate Zone in [%] der Blüthen- höhe	60	60	60
QS-Form (von oben nach unten)			
Narbe	grossflächig, langgestreckt	punktförmig	grossflächig, kopfig

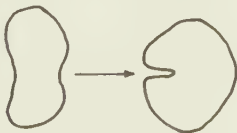
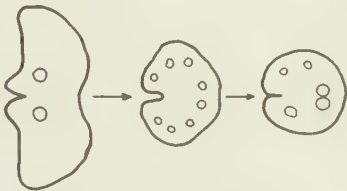
Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i>
Oberfläche der Narbe	glatt bis leicht papillös (Abb. 96.2.)	unregelmässig, Zellen degenerierend (Abb.97.1.)	glatt bis leicht papillös (Abb. 98.2.)
Ventralspalt	weit oben im asymplikatn Abschnitt beginnend	zuunterst im asymplikatn Abschnitt beginnend	weit oben im asymplikatn Abschnitt beginnend
symplicate Zone	1500 μ m	2000 μ m	220 μ m
symplicate Zone in [%] der Blüthenhöhe	30	35	40
QS-Form (von oben nach unten)			
perikline Aufspaltungen der Ventralepidermis im Bereich des sich erweiternden Querspaltes	 Abb. 21		
synasziolate Zone	670 μ m	175 μ m	0 μ m
synasziolate Zone in [%] der Blüthenhöhe	10	5	0
QS-Form (von oben nach unten)			-
Ovarhaare: zur Blütezeit schon vorhanden	+	+	-

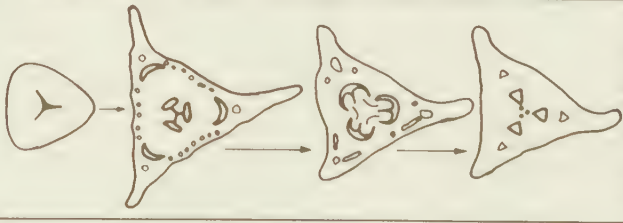
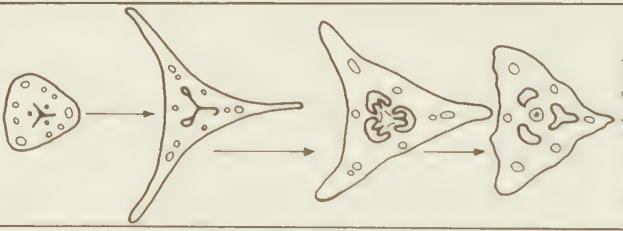
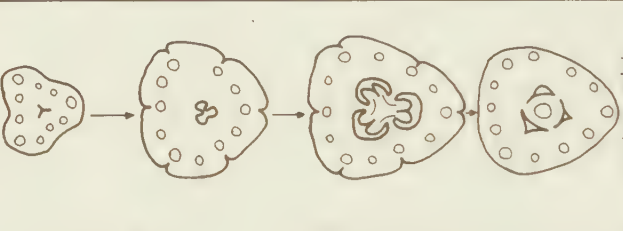
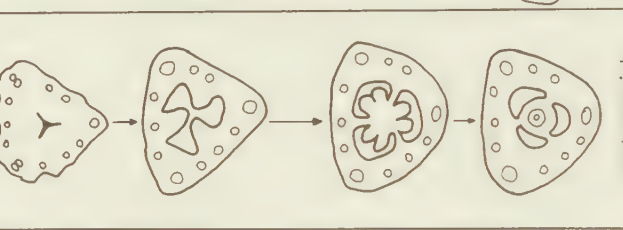
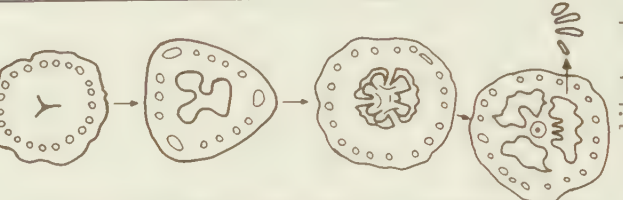
Leitbündelverlauf:

Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i>
Perianth: Mittelbündel	1	1, oben verzweigt	1, teilweise verzweigt
Zwischenbündel	gelegentlich vorhanden	keine beobachtet, dafür Staminodialbündel	gelegentlich vorhanden
Gynoecium: reiche Verzweigungen der Bündel	in der asymptikaten und der symptikaten Zone	in allen drei Zonen	in der symptikaten und der synasziadiaten Zone
Hauptbündel pro Karpell	1 Dorsalmedianus	1 Dorsalmedianus	2 oder mehr, teilweise zum Dorsalmedianus verwachsen oft 2
seitliche Bündel (pro Karpell)	2 oder mehr, im asymptikaten Bereich fein verzweigt	viele	
Synventralmedianus	 im Zentrum Parenchym (Ende Juni)	 im Zentrum Parenchym (Ende Juli)	 im Zentrum oft Xylem (Ende Juni/Anfang Juli)
Synlaterales oberhalb der Ovularspuren	1 Bündel pro Septum (Abb. 22.4.)	verschiedene Bündel der Griffeläste, die ohne Anschluss an die Ovularspuren blind enden	manchmal isolierte Bündel und/oder Stummel auftretend (Abb. 56.2.)
Verbindung von Blüten- und Cupularbündeln	Cupularbündel aus 4 Richtungen an die Bündel des Blütenpaares anschliessend	Cupularbündel aus allen Richtungen an die Bündel der Blütendreiergruppe anschliessend	Cupularbündel aus allen Richtungen an die Bündel der Blüte anschliessend (Abb. 57.8./59)
Hadrozentrische Bündel	Bündel an den Blütenseiten, Synventralmedianus, Bündel im Septum, Bündel im äusseren Integument	Bündel an den Blütenseiten zu-unterst in Blütenbasis, Synventralmedianus, Bündel im Septum, Bündel im äusseren Integument	Bündel an den Blütenseiten zu-unterst in Blütenbasis, Synventralmedianus, Bündel im Septum, Bündel im äusseren Integument

3.4.1.5. Vertreter übriger Gattungen

Merkmale	Hothofaus menziesii (Abb. 73)	Trigonobalanus doichangensis (Abb. 76)	Castanopsis acuminatissima (Abb. 81)	Chrysolepis chrysophylla (Abb. 84)	Lithocarpus celebicus (Abb. 86)
Perianth	fagoid/queroid	castaneoid	castaneoid	castaneoid (quer- coid)	queroid
Anzahl Tepalen	(3+3), z.T. mit Stipeln	(3+3)	(3+3)	(3+3)	(7)
Tepalenabgren- zung	teilweise undeut- lich	deutlich	deutlich	deutlich	teilweise undeut- lich
Endgültige Länge	Eckentepalen (ft) viel länger als seitliche (St)	alle gleich lang	alle gleich lang	alle gleich lang	alle gleich lang
Perianthlänge	ft 760 St 400 μ m	525 μ m	660 μ m	765 μ m	525 μ m
Röhrenlänge	250 250 μ m	80 μ m	100 μ m	420 μ m	480 μ m
Röhrenlänge in[%] der Perianthlän- ge	30 63	15	15	55	58
Perianth-Ovar- Verwachsung (von oben her)	Abschluss an den Kanten	Beginn bei den Mittelbündeln, damit auch an den Kanten	überall auf glei- cher Höhe	überall auf glei- cher Höhe	überall auf glei- cher Höhe
Dorsalfügel	+	+	-	-	-
Staminodien	-	-	6+6	6+6	6+6
Gynoecium	(3)	(3)	(3)	(3)	(3)
asymplike Zone (ausgewachsen)	ca. 300 μ m	ca. 800 μ m	ca. 850 μ m	ca. 1200 μ m	ca. 650 μ m

Merkmale	N. menziesii	T. doichangensis	C. acuminatissima	Ch. chrysophylla	L. celebicus
asymplikate Zone: QS-Form					
Narbe	flächig, kopfig, ohne Leitgewebe	flächig, kopfig	punktförmig	punktförmig	punktförmig
Narbenoberfläche	glatt bis leicht papillös	glatt bis leicht papillös	degenerierend	degenerierend	degenerierend
Ventralspalt	weit oben im a- symplikatzen Ab- schnitt begin- nend	weit oben im a- symplikatzen Ab- schnitt begin- nend	erst im sympli- katen Abschnitt beginnend	weit oben im a- symplikatzen Ab- schnitt begin- nend	weit oben im a- symplikatzen Ab- schnitt begin- nend
Transmissions- gewebe	quercoïd	quercoïd	castaneoid	castaneoid	asymplikat und symplikat zuoberst → castaneoid darunter → quer- coïd

Merkmale	H. menziesii	T. doichangensis	C. acuminatissima	Ch. chrysophylla	L. celebicus
symplicate Zone: QS-Form					
synasziolate Zone: QS-Form	viel einfacher als bei Fagus, keine dorsale Gynoecliumbinde!	etwas einfacher als bei Fagus, im asymmetrischen Abschnitt quercoide	castaneoid	castaneoid	asymmetrisch und symplicate oben: castaneoid, dar- unter: quercoide
Ovarhaare	keine	—	—	—	—
wie bei Castanea und Quercus					

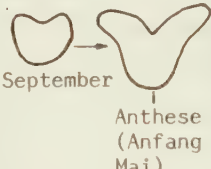
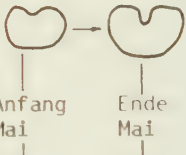
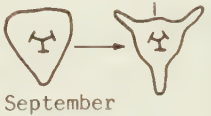
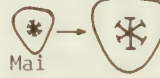
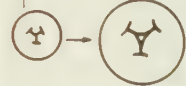
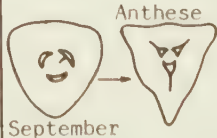
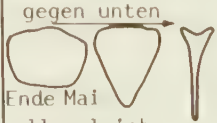
Besonderheiten:

- Bei *Trigonobalanus doichangensis* fand sich in einer von vier Blüten ein Gynoecium, das eine Zwischenform zwischen zwei und drei Karpellen darstellt. Dies erinnert an *Quercus*. Die Samenanlagen besitzen zwei Integumente und bilden ein Postament. An den Tepalen und darunter an der Blütenwand finden sich oft mehrzellige, gestielte Sternhaare (Dorsalseite).
- Der Leitbündelverlauf von *Nothofagus menziesii* ist sehr einfach ausgebildet (Abb. 73). In jedem Eckentepalum findet sich ein Mittelbündel. Im Gebiet der Perianth-Ovar-Verwachsung treten zusätzlich Perianthspuren auf, die gegen die synasziolate Zone hin in die Eckenkomplexe münden. Das Gynoecium besitzt keine Dorsalmedianen. Die Bündel des Blütenzentrums verhalten sich ähnlich wie bei *Fagus*, nur ist oberhalb der Ovularbündel höchstens ein kurzer, blind endender Stummel vorhanden. Die Cupularspuren verschmelzen nach dichasialem Muster mit den Blüten Spuren (Abb. 73.9.).
- Das Leitgewebe der weiblichen Blüten von *Nothofagus solandri* ist dagegen komplizierter ausgebildet. So beginnt im Uebergangsgebiet zwischen asymplikatem und symplikatem Abschnitt ein Dorsalmedianus und etwas weiter unten in den Blütenseiten weitere Bündel (Perianthspuren), welche nicht in die Eckenspur münden. Unten in der symplikaten Zone finden sich in jeder Blütenseite meist drei Bündel, an den Ecken je ein Dorsalmedianus und etwas weiter aussen eine Perianthspur.
- Bei *N. solandri* ist zur Blütezeit die synasziolate Zone sehr kurz (ca. 30 μm). Die Samenanlagen sind erst als kleine Höcker angedeutet. Beides erinnert an *Quercus*.
- Bei *Lithocarpus celebicus* beginnt die symplikate Zone aussergewöhnlich weit über dem Perianthanfang (630 μm , Abb. 86).

3.4.2. Ontogenese und Embryologie einheimischer Vertreter

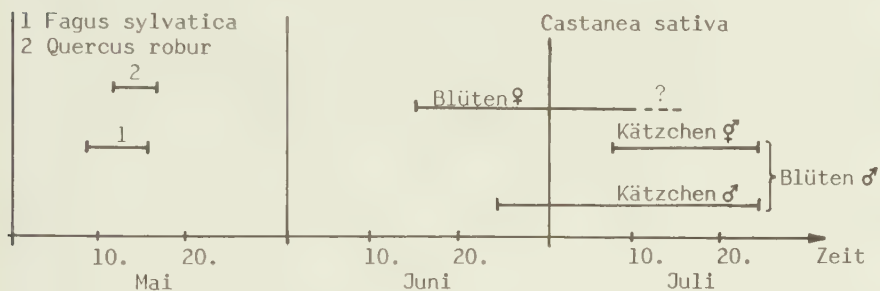
Als besonders gute Merkmale zur Unterscheidung der Gattungen treten bei folgender Tabelle in Erscheinung: Zeit der Blütenanlage, Umrissform der Griffeläste und Blüten, Form der Ovarhöhlen im synasziolaten Abschnitt und Anlagezeit der Haare im Ovar.

Vergleichende Ontogenese weiblicher Blüten

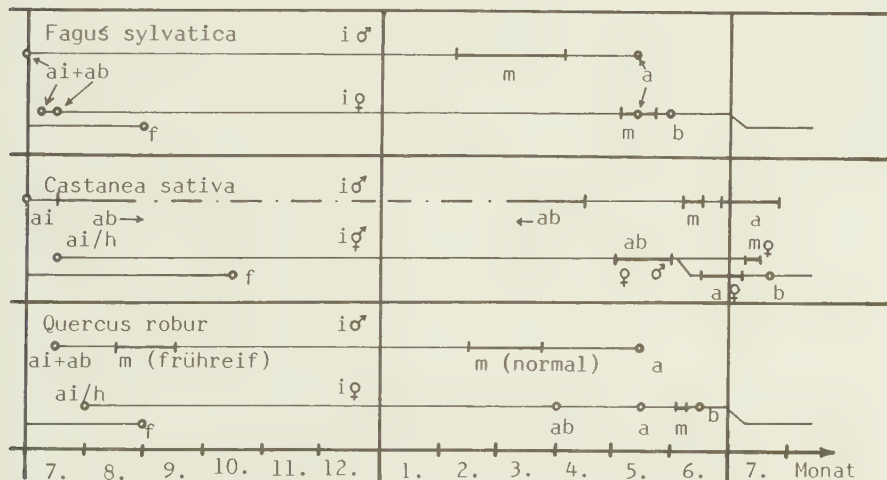
Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i> (Abb. 8/18-20/23)	<i>Castanea sativa</i> (Abb. 41-43)	<i>Quercus robur</i> (Abb. 53-55/57/60)
Blütenanlage	Juli	Mai (Abb. 97.5.)	März/April (Abb. 98.3.)
Perianth: Anlage	erste Hälfte August (Abb. 96.6.)	Mai	Ende April
Gynoecium: asymplikate Zone Ventralspalt	bis weit oben reichend	erst im Uebergangsgebiet asymplikat- symplikat beginnend	bis weit oben reichend
QS durch Mitte des asymplikat-ten Abschnittes (jung bis alt)	 September Anthese (Anfang Mai)	 Mai Anthese (Mitte Juni)	 Anfang Mai Ende Mai
symplikate Zone QS (jung bis alt)	 September	 Mai	 Anfang Mai Ende Mai
innere QS-Form auf Höhe der Plazenta im Meiose-stadium	Anfang Mai 	Mitte Juli 	Anfang Juni 
synasziolate Zone QS (jung bis alt)	 September Anthese gegen unten	 Mitte Juni Mitte Juli	 Ende Mai Mitte Juni
innere QS-Form später	 Ende Mai	 Mitte Juli	 Mitte Juni
Ovarhöhlen in einer Blüte	alle gleich gross und gleich geformt	nicht alle gleich gross, verschieden geformt	
Anzahl Ovarhöhlen	3	5-9	2-4
innere Haarbildung	Mitte April	2. Hälfte Juni	Mitte Mai
Früchte ausgewachsen	August/September	Oktober	August/September

Blütezeitdauer

Untersucht wurden alle vom Boden an ergreifbaren Aeste je eines Baumes im Botanischen Garten Zürich unter gleichen Umweltbedingungen 1979. Nach einer nassen Kälteperiode Anfang Mai wurde es plötzlich wärmer, was zu einem raschen Blühen führte.



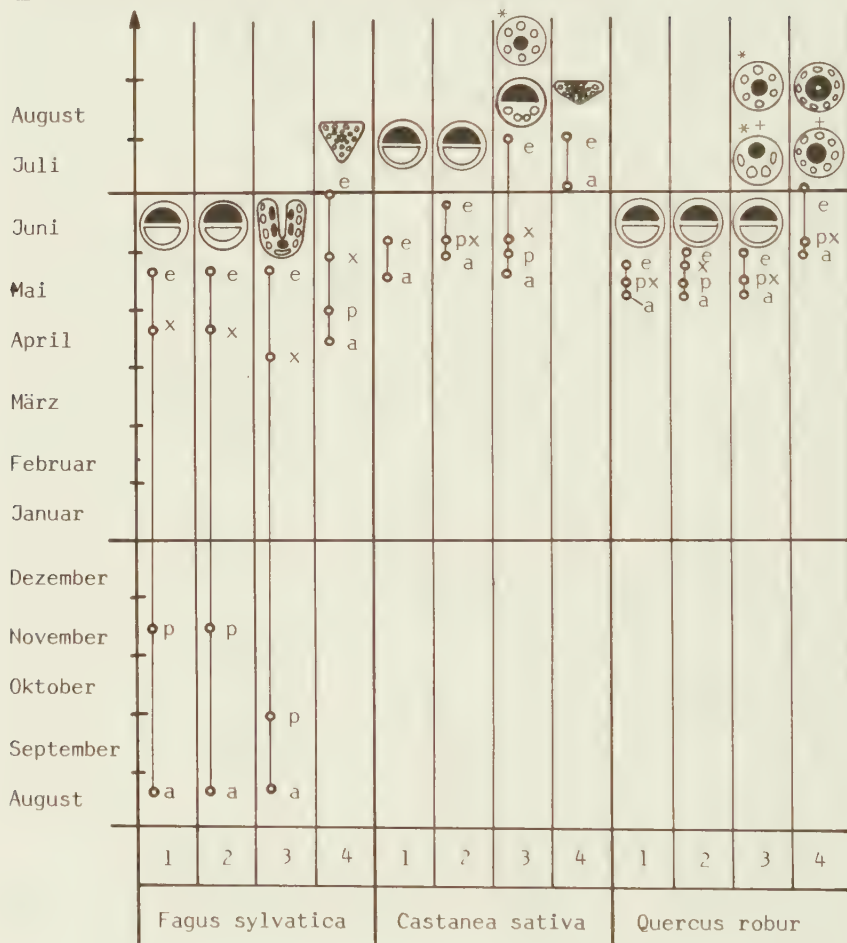
Wichtige Daten einheimischer Vertreter



a Anthese
ab Anlage der Blüten
ai Anlage der Infloreszenzen
b Befruchtung

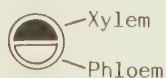
f ausgewachsene Früchte
h Hülle
i Infloreszenzen
m Meiose

Leitbündeldifferenzierung der weiblichen Blüten



Legende:

- a Anlage der ersten Leitbündel (prokambial)
- p erste Phloemelemente ausdifferenziert
- x erste Xylemelemente ausdifferenziert
- e Endzustand der Leitbündel erreicht
- 1 Tepalenmittelbündel
- 2 dorsale Karpellbündel, z.B. Dorsalmedianus
- 3 dorsale Blütenwandbündel, z.B. Dorsalmedianuskomplex
- 4 Synventralmedianus
- * Leitbündel in der Blütenbasis



Zwischen den drei untersuchten Arten finden sich wenige Unterschiede. Die weiblichen Blüten von *Fagus sylvatica* zeigen gegenüber denen der beiden andern Arten wegen ihrer frühen Anlage eine viel längere Differenzierungsphase des Leitgewebes. Ihre ersten Leitbündel werden schon im August angelegt, bei den andern beiden Arten erst im Mai. Bei *Fagus sylvatica* und *Quercus robur* sind diese im Mai fertig ausdifferenziert, bei *Castanea sativa* erst im Juni/Juli. Der Synventralmedianus wird bei *Fagus sylvatica* Mitte April, bei *Quercus robur* Ende Mai und bei *Castanea sativa* Anfang Juli angelegt. Seine Ausdifferenzierung ist bei den beiden ersten Arten gegen Ende Juni, bei der dritten Art gegen Ende Juli abgeschlossen.

Graphische Darstellungen (Abb. 65-66)

1. Gesamthöhe absolut (von den Apices der Griffeläste bis zum unteren Ende der Ovarhöhlen)

2. Gesamthöhe und Abschnittshöhen logarithmisch

Bei der Kastanie und der Buche wurde beim Messen der Durchschnittswert der Extreme berücksichtigt. Bei der Eiche wurde pro Blüte nur ein Karpell berechnet. Wenn die asymplikate Zone gekrümmt war (in älteren Stadien), wurde ein Korrekturwert bestimmt. Es wurden meist ein bis drei Blüten pro Stadium gemessen, indem dazu Querschnittserien mit bekannter Schnittdicke ausgezählt wurden.

Fagus zeigt eine erste Wachstumsphase im Sommer und Anfang Herbst, dann nach der Winterruhe eine zweite vom März an. *Quercus* und *Castanea* zeigen nur eine Wachstumsphase, *Quercus* vom März an, *Castanea* von Ende Mai an.

3. Abschnittshöhen in [%] der Gesamthöhe

Damit werden Proportionsverschiebungen der einzelnen Gynoeciumabschnitte sichtbar gemacht.

Bei *Fagus* ist die asymplikate Zone stark gefördert bis zur Anthese. Die symplikate bleibt konstant, während die synaszidiolate, schon im August angelegt, zunächst etwas ansteigt, durch den Winter konstant bleibt und von der Blütezeit an stark ansteigt, wobei der Raum für den wachsenden Samen entsteht (Abb. 65.1.).

Castanea zeigt nach einer kurzen Dominanz der asymplikaten Zone (Anthese) eine ebenso kurze der symplikaten (Befruchtung). Mitte

Juni wird die synasziadiate Zone angelegt und nimmt wie bei *Fagus* bezüglich der Gesamthöhe kontinuierlich zu (Abb. 65.3.).

Bei *Quercus* ist der Verlauf der Kurven grundsätzlich gleich wie bei *Castanea*. Bemerkenswert ist aber das starke Absinken der asymplikat-ten Zone (kurzer, kopfiger Griffelast) nach der Anthese und die äusserst hohen Werte der symplikat-ten Zone auf Kosten der synasziadi-ten. Der reife Same ist grossenteils von der symplikat-ten Zone umge- ben, was dazu führt, dass die abortiven Samenanlagen an dessen Ba- sis liegen (Abb. 65.5.).

4. Wachstum der Samenanlagen (Abb. 66)

Gemessen wurden ein bis drei Objekte jedes Stadiums in ihrer verti- kalen Ausdehnung. Die Gattungen verhalten sich ähnlich, ausser dass bei *Fagus* ein Winterunterbruch vorliegt.

Rekonstruktion medianer Längsschnitte verschiedener ontogenetischer Stadien (Abb. 69)

Besonders bemerkenswert sind einerseits die kurzen asymplikat-ten und synasziadi-ten Abschnitte bei *Quercus*, und andererseits der geförderte symplikat-ten Bereich.

Bei *Fagus* wird der synasziadi-ten Abschnitt früh angelegt und entwickelt sich mächtig. *Castanea* ist intermediär, indem der synasziadi-ten Ab- schnitt zur Anthesezeit noch sehr kurz ist und anschliessend in etwas geringerem Umfang heranwächst.

Embryologie

Bei allen untersuchten Vertretern der *Fagaceae* trägt ein normal ausge- bildetes Karpell in der Region der Querzone zwei Samenanlagen. Ihre Integumente, vor allem die äusseren, werden ausserordentlich lang, was mit einer Obturatorfunktion zusammenhängen dürfte (Endress 1977). Im Zusammenhang mit ihrer Entstehung spaltet sich die Epidermis periklin auf (Abb. 25.1.). Das Archespor ist nicht als mehrzellig (Davis 1966), sondern als einzellig zu bezeichnen, da in der Regel nur eine Zelle die Meiose durchmacht. *Fagus sylvatica* zeigt eine ausgeprägte Nucellus- kappe (Abb. 25.2.-3.), und eine besondere Caecumbildung innerhalb des Nucellus (Abb. 25.8., Benson 1894). Die Samenanlagen von *Castanea sa- tiva* und *Quercus robur* bilden ein Postament mit Leitfunktion (Abb. 70). Das Endosperm bildet eine periphere, kleinzellige und plasmareiche,

sowie eine umfangreiche, grosszellige, plasmaarme Zone im Zentrum des Samens aus. Eine zentrale Vakuole bleibt als Höhle frei (Abb. 27/63).

Vergleichende Embryologie

Merkmal	<i>Fagus sylvatica</i> (Abb. 25-27)	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus robur</i> (Abb. 61-63)
Anlagezeit der SA	September	Mitte Juni	Ende Mai
Bau der SA	← bitemisch, Krassinuzellat →		
Integumente	äusseres Integument überragt inneres stark	äusseres Integument überragt inneres weniger stark	
Nucellus	dicker, wird vor Obliteration grosszellig (Juni), gestreckte, schmale Zellen im Zentrum,	← dünner, → wird durch Embryosack an der Spitze aufgelöst	
	im Juli noch Nucellusreste, vor allem basal (Abb. 27.1.)	Rest des Nucellus wird zum Postament (schmale, gestreckte Zellen), Postament verschwindet: Ende Juli	2. Hälfte Juni
Leitbündelverlauf	mehrere Leitbündel im äusseren Integument (Abb. 24)		(Abb. 58.7.-11.)
Ontogenese der SA:			
Anlage der Integumente	gegen Ende April	Anfang Juli	gegen Ende Mai
Archospor	← einzellig →		
Archospordifferenzierung	Ende April	Anfang Juli	Anfang Juni
Meiose abgeschlossen	Mitte Mai	Mitte Juli	Anfang Juni
Embryosackentwicklung	← Polygonum-Typ →		
Caecum	im Nucellus	innerste Zone des inneren Integumentes (um Postament herum)	
Nucelluskappe	+	-	-
Befruchtung	Ende Mai	um den 20. Juli	Mitte Juni

Merkmal	Fagus sylvatica	Castanea sativa	Quercus robur			
Ansatzausdehnung der SA zur Befruchtungszeit (Abb. 70)	auf weniger als der halben Länge	etwa auf der halben Länge	fast auf der ganzen Länge			
verschiedene SA-Grössen	ab Mitte Juni	ab Ende Juli	ab Ende Juni			
Embryo im Kugelstadium	2. Hälfte Juni	Ende Juli	2. Hälfte Juni			
Entstehung der Kotyledonen	1. Hälfte Juli	1. Hälfte August	Anfang Juli			
Bau der ausgewachsenen Kotyledonen	gefaltet, relativ schmal, nur das Hypokotyl umgebend	gefaltet, aber dick und fleischig, Hypokotyl und Radicula umgebend	nicht gefaltet, dick und fleischig, Hypokotyl und Radicula umgebend			
Endosperm	← nukleär → Zellwände zuerst apikal: Ende Juni Ende Juli Ende Juni Höhle im Zentrum des Samens endospermfrei beibend, um den ganzen Embryo werden zwei Zonen gebildet (peripher kleinzellig und plasmareich, innen grosszellig und stark vakuolisiert): <table><tr><td>besonders ausgeprägt am Apex, dort bei Frucht reife noch sichtbar</td><td>bei Fruchtreife wenig Endosperm vorhanden, vor allem noch kleinzelliges</td><td>bei Fruchtreife vor allem an der Basis noch sichtbar</td></tr></table>			besonders ausgeprägt am Apex, dort bei Frucht reife noch sichtbar	bei Fruchtreife wenig Endosperm vorhanden, vor allem noch kleinzelliges	bei Fruchtreife vor allem an der Basis noch sichtbar
besonders ausgeprägt am Apex, dort bei Frucht reife noch sichtbar	bei Fruchtreife wenig Endosperm vorhanden, vor allem noch kleinzelliges	bei Fruchtreife vor allem an der Basis noch sichtbar				
Testa	vor allem aus äusserem Integument gebildet					
Lage der abortierten SA	apikal	apikal	basal			
Keimung	epigäisch	hypogäisch	hypogäisch			

4. DISKUSSION

4.1. Männliche Infloreszenzen

Die männlichen Infloreszenzen der Fagaceen sind mit Ausnahme von *Fagus* leicht als Ähren oder Thyrsen erkennbar. Bei *Fagus* gab es bisher keine eindeutige Klärung ihres Aufbaus, obwohl sich viele Autoren darum bemüht hatten. Mit der Untersuchung der frühen Ontogenese ist jetzt eine befriedigende Deutung gelungen.

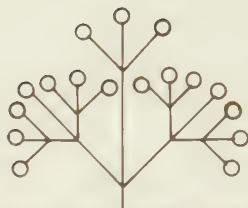
Es scheint sinnvoll, vor der Diskussion der Befunde die viel einfacheren Verhältnisse bei der *Fagus* am nächsten verwandten Gattung *Nothofagus* zu schildern. Ich kann mich dabei auf die bisher genauesten Untersuchungen von Langdon (1947) stützen.

Bei gewissen *Nothofagus*-Arten stehen die männlichen Blüten einzeln in der Achsel von Laubblättern, bei anderen Arten kommen auf der gleichen Pflanze neben solchen Einzelblüten auch zwei- bis dreiblütige Dichasien vor. Man findet also eine Variabilität ohne Wichtigkeit für die Artunterscheidung. Bei *Nothofagus cunninghami* beobachtete Langdon weitere Varianten:

- dreiblütige Infloreszenzen mit zentraler weiblicher Blüte und lateralen männlichen Blüten,
- dreiblütige, männliche Infloreszenzen mit abortiver Zentralblüte.

Die männlichen Infloreszenzen von *Nothofagus* können demnach oft als einfache Dichasien mit oder ohne Endblüte aufgefasst werden. Es ist somit zu erwarten, dass auch das *Fagus*-Köpfchen irgendwie dichasial gebaut ist. Die undurchsichtigen Verhältnisse dieser Infloreszenz sind bisher sehr verschieden gedeutet worden. So vermutet Eichler (1878), dass alle Blüten direkt der Infloreszenzachse entspringen oder dass die Infloreszenz ähnlich wie bei *Castanea* aus dichasialen Knäueln besteht. Prantl (1887) dagegen glaubt, dass das ganze Köpfchen ein Dichasium darstellt, wobei die Infloreszenzachse mit einer Endblüte abschliesst. Čelakowsky (1890) vermutet ein aus Cymen zusammengesetztes Kätzchen. Palibin (1935) schreibt, dass die Infloreszenz keine Endblüte besitzt und meist aus zwei Dichasien besteht. Reece (1938) bildet für *Fagus* folgenden Inflo-

reszenzbau ab:



Nach Hjelmqvist (1948) besitzt die Infloreszenz keine Endblüte und besteht aus zwei Dichasien. Nach Brett (1964) dagegen kommt eine Endblüte vor. Das Köpfchen stellt nach ihm ein Dichasium dar, was der Auffassung Prantls (1887) entspricht.

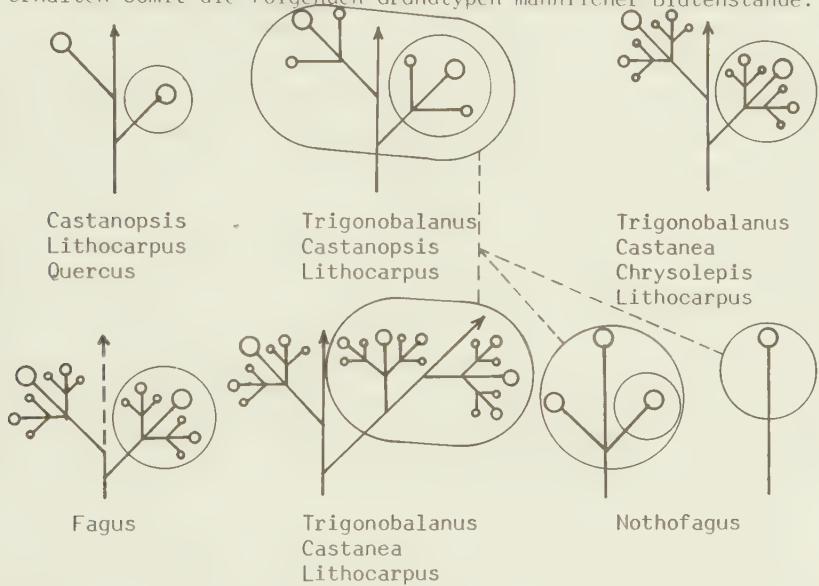
Die Darstellungen und Beweisführungen sind allerdings meist dürftig. Die bisher eingehendsten Beobachtungen sind wohl jene von Brett (1964). Meine eigenen Untersuchungen an sehr jungen Infloreszenzen, bei denen gerade erst die Blüten angelegt werden, zeigen, dass eine Terminalblüte fehlt. Diese unterschiedliche Interpretation hat ihren Grund darin, dass Brett zu alte Stadien untersuchte. Dabei entging ihm offenbar der Umstand, dass erst sekundär durch ungleiches Wachstum eine Blüte scheinbar terminal zu liegen kommen kann. Dies wurde auch an meinem Material deutlich.

Der männliche Blütenstand von *Fagus sylvatica* hat also keine Terminalblüte und besteht aus zwei reichblütigen Dichasien, die in den letzten Auszweigungen in Monochasien übergehen können. Die Tragblätter des ersten Blütenpaares liegen in transversaler Stellung und sind nicht immer genau gegenständig. Bemerkenswert ist damit auch die Übereinstimmung mit der ebenfalls endblütenlosen weiblichen Infloreszenz.

Es stellt sich noch die Frage, wie die Schuppen an der Basis des Blütenstandes zu deuten sind. Sie stehen im reifen Köpfchen oft relativ weit von den Blüten entfernt. Meine Resultate zeigen, dass immer zwei Schuppen, die verschieden stark ausgebildet sein können, zusammengehören. Es ist deshalb möglich, eine Schuppe als Stipel des Tragblattes einer Seitenblüte erster Ordnung zu sehen, wobei ihre Spreite unterdrückt ist. Vergleiche mit Tragblättern von *Castanea* und *Quercus* zeigen zudem, dass auch dort öfters, allerdings unregelmässig, Zweiteilung vorkommt. *Castanea* bestärkt diese Deutung zusätzlich dadurch, dass bei ihr eine Verschiebung zwischen der Seitenblüte erster Ordnung und ihrem

Tragblatt vorkommt. Die Frage der Homologiebeziehungen der männlichen Infloreszenzen von *Fagus* und *Nothofagus* zu jenen der übrigen Gattungen der Familie wird im nächsten Kapitel zusammen mit den weiblichen Infloreszenzen diskutiert.

Wir erhalten somit die folgenden Grundtypen männlicher Blütenstände:



Aufgrund des Lagekriteriums und der serialen Homologie sind zunächst einmal alle eingekreisten Gruppen homolog. Jede dieser Gruppen ist aber auch der Gesamtinfloreszenz homolog, wie auch immer diese gestaltet ist. Somit fällt es leichter, einzusehen, dass die Endblüte von *Nothofagus* nichts Aussergewöhnliches in der Familie darstellt.

4.2. Cupula und weibliche Infloreszenzen

Cupula

Die Cupula der Fagaceen besteht aus Klappen, die entweder während der ganzen Entwicklung frei sind, erst bei der Fruchtreife durch Aufreißen frei werden oder stets becherförmig verwachsen sind. Auf der Aussen-seite ist sie meist mit zahlreichen, schuppen- und/oder stachelartigen Anhängseln besetzt. Sie hat mannigfache morphologische Deutungen er-

fahren. Dies ist nicht verwunderlich bei der Komplexität ihres Aufbaus. Keine der bisherigen Auffassungen hat jedoch ganz befriedigen können. Sie sollen hier vor der Diskussion der eigenen, neuen Resultate kurz zusammengefasst werden.

Bisherige Deutungen

Vorblattgebilde (Eichler 1878):

Die einzelnen Klappen entsprechen modifizierten Vorblättern, die bei *Fagus* frei, bei *Castanea* und *Quercus* verwachsen sind. Ihre Auswüchse werden als Emergenzen aufgefasst.

Verwachsene Brakteen (Payer 1857):

Die ganze Cupula ist von Blattnatur. Die Spitzen der Brakteen bleiben frei und bilden Dornen oder Schuppen.

Interkalärer Achsenauswuchs (- sekundäre Verdickung der Achse unterhalb der Blüte):

- a) Anhängsel - Phyllome (Baillon 1875, Prantl 1887, Čelakowsky 1890 und 1893, Tognini 1894, Kirchner et al. 1925, Troll 1926, Bagda 1948, Hjelmqvist 1948)
- b) Anhängsel = Emergenzen (Forman 1964a, 1966, Soepadmo 1968)

Čelakowsky (1893) unterscheidet zwischen zusammengesetzter (*Fagus*, *Castanea*) und einfacher Cupula (*Quercus*). Forman (1966) und Soepadmo (1968) zwischen Dichasiumcupula (ein ganzes Dichasium umgebend) und Blütencupula (eine einzelne Blüte umgebend). Nach Hjelmqvist (1948) entspricht jede Klappe einer ursprünglichen Cupula.

Stipeln mit basalen Achsenanteilen (van Steenis 1953):

Eine weibliche Infloreszenz von *Nothofagus* ist durch Stauchung und Reduktion eines Zweiges, der in der Achsel von je zwei Stipeln insgesamt mehrere Kätzchen trägt, denkbar. Die zusammengedrängten vier Stipelnreihen bilden dann die vier Cupularklappen. Von den erwähnten Kätzchen bleiben nur noch eine bis drei Blüten übrig.

Modifizierte Achsen im Dichasium (Palibin 1909 und 1935, Berridge 1914, Lendner 1916, Reece 1938, Langdon 1947, Raud 1961, Brett 1964, Abbe

1974a, Macdonald 1979):

Klappen sind an die Blüten anschliessende Achsen nächst höherer Ordnung. Ihre Anhängsel stellen Phyllome dar. Brett (1964) plädiert für diesen Aufbau bei *Fagus* und *Castanea*, schliesst aber die Möglichkeit nicht aus, dass bei *Quercus* die Cupula eine Achsenerweiterung unter der Blüte darstellt. Somit wäre die Cupula von *Quercus* völlig anders gebaut als bei *Fagus* und *Castanea*. Dies ist jedoch bei der nahen Verwandtschaft der beiden Gattungen unwahrscheinlich. Reece (1938) und Macdonald (1979) zeigen, dass auch bei *Quercus* die Cupula aus zwei Achsen nächst höherer Ordnung besteht. Reece (1938) beschreibt auch die Cupula der Gattung *Chrysolepis*. Nach ihm liegen unter jeder Blüte einer dreiblütigen PI je zwei Cupular-Achsen. Langdon (1947) schliesst bei *Nothofagus* aufgrund des Leitbündelverlaufs auf ein dichasiales System. Bei *Nothofagus procera* finden sich unter den Blüten I je drei Tragschuppen in einer Horizontalen, eine schmale in der Mitte und zwei breite vor den Klappen. Langdon bezeichnet die mittlere als T1, die andern als T2. Diese Interpretation kann ich nicht unterstützen. Viel eher handelt es sich um ein dreiteiliges T1. Bei *Nothofagus antarctica* liegt tatsächlich ein genau die gleiche Zone umfassendes, sehr breites T1 vor. T2 folgt weiter innen deutlich abgesetzt. Bei *Fagus* schliesslich fehlt meistens der mittlere, schmale Teil, der bei *Nothofagus procera* vorkommt.

Eigene Resultate

Meine Befunde haben ergeben, dass keine der früheren Deutungen der Struktur der Cupula gerecht wird. Die ontogenetische Analyse zeigt, dass die Anordnung der Schuppen und Stacheln keineswegs so ungeordnet ist, wie es im entwickelten Zustand den Anschein macht. Vielmehr kommen - zumindest am Anfang der Entwicklung - konstante Muster von einer gewissen Symmetrie vor. Diese Muster gleichen denen der reichverzweigten Cymen bei männlichen Blütenständen. Auffällig ist schon im ausgewachsenen Zustand, dass bei klappiger Ausbildung der Cupula die Klappen an der Stelle stehen, an der man bei weiterer cymöser Verzweigung des Blütenstandes die nächsten Blüten erwarten würde. Bei einigen Gattungen (*Fagus*, *Castanea*, *Castanopsis*) wurden zudem an der Spitze der Klappen

Höcker gefunden, die als unentwickelte Blütenanlagen angesehen werden können. Daraus dürfen wir schliessen, dass die weiblichen Blüten zusammen mit ihrer Cupula ein hochkomplexes cymoses Sprosssystem darstellen. In der Cupula treten dabei die Achsen gar nicht mehr einzeln hervor, sondern bleiben offenbar durch hohe Verzweigungsgeschwindigkeit stark gestaucht und kongenital verbunden. Die Anhängsel (Schuppen oder Stacheln) entsprechen Phyllomen und sind "Tragblätter" von Achsen nächst höherer Ordnung im Dichasium. Dieses dichasiale Sprosssystem soll anhand jeder hierin untersuchten Art diskutiert werden.

Castanea sativa

- Bei der Fruchtreife reisst die verwachsene, dreiblütige Cupula in vier Klappen auf. Tritt eine weitere Blüte dazu, werden entsprechend dichasialem Bauplan fünf Klappen ausgebildet (Abb. 35).
- Jede einzelne Klappe zeigt insofern eine Dreiteiligkeit, als die beiden Randzonen mit Schuppen und die Medianzone mit Stachelgruppen besetzt sind. Apikal endet die Klappe mit drei schwach ausgebildeten Höckern. Jede Klappe dürfte also mindestens drei Achsen (Seitenachsen dritter und vierter Ordnung) enthalten.
- REM-Aufnahmen (Abb. 97.6.-8.) zeigen an die Blütenprimordien (II) dichasial anschliessende VP (III), denen wiederum je zwei (IV) folgen. An den VP (III) entstehen Stacheln, an den VP (IV) Schuppen. Diese VP können als extrem früh in der Entwicklung stehengebliebene und modifizierte Blütenanlagen interpretiert werden.
- Aufgrund von Uebergangsformen zwischen typisch männlichen und weiblichen PI liegt der Schluss nahe, dass eine PI mit drei weiblichen Blüten mitsamt der Cupula einer männlichen PI aus mindestens sieben Blüten und acht VP homolog ist.
- Die untersten Schuppen einer weiblichen PI lassen sich aufgrund ihrer Lage als Tragblätter (T1 bis T4) identifizieren (Abb. 31). Die Vermutung liegt nahe, dass auch die restlichen Phyllome solche Tragblätter darstellen. Insbesondere auch "Tragstacheln" stehen vor dichasial verzweigten Stachelsystemen höherer Verzweigungsordnung (Abb. 33).

Somit bieten sich für die Detailstruktur der Cupula von *Castanea* zwei Möglichkeiten an:

Modell 1 (Abb. 87.1.)

Die VP sind Blütenanlagen, die in die Klappen integriert werden. Zusätzlich entsteht ein kongenital verwachsenes, rein dichasiales Achsen-Phyllom-System. Jedes Phyllom wird zum Träger einer Achse nächst höherer Ordnung. Die Stachelgruppen, die ihrerseits dichasial aufgebaut sind, fügen sich ins dichasiale Gesamtsystem ein, bei dem auch Verzweigungen ohne Tragblätter vorkommen. Die Cupularphyllome können auf diese Weise in den verschiedenen Gattungen homologisiert werden. Ich erachte dieses Modell als das sinnvollere. Es wird vorwiegend für alle weiteren Darstellungen verwendet.

Modell 2 (Abb. 87.2.-3.)

Jede Klappe besteht nur aus drei Achsen, wobei die innere die Stachelgruppen und die beiden äusseren die Brakteen tragen. Bei dieser Interpretation kommt allerdings ein markanter Unterbruch im dichasialen Aufbau der Cupula durch eine "razemöse" Zwischenzone vor, bevor sie dann im Bereiche der Stacheln plötzlich wieder cymöse Struktur annimmt.

Fagus sylvatica

Dem Blüten-Cupula-Komplex liegt ein cymöses Verzweigungsschema zugrunde. Hinweise darauf sind zahlreich:

- Die Klappen der Cupula sind nach dichasialem Bauplan angeordnet und werden beim ausnahmsweisen Vorkommen zusätzlicher Blüten entsprechend verzweigt (Abb. 11).
- REM-Aufnahmen (Abb. 96.6.-8.) zeigen vier an die beiden Blüten dichasial anschliessende Höcker. An jedem Höcker bilden sich seitlich zwei weitere. Jede Klappe enthält also mindestens drei Achsen. Zudem ist bemerkenswert, dass diese insgesamt zwölf Höcker keine Tragblätter aufweisen. Dies stimmt mit den männlichen Blütenständen überein, indem dort Tragblätter ebenfalls fehlen.
- Der Leitbündelverlauf der Infloreszenz weist auf ihren dichasialen Aufbau hin (Abb. 9/10).
- Die Cupularklappen sind im Gegensatz zu jenen von *Castanea* nur zu-

unterst an der Basis miteinander verwachsen. Bemerkenswert ist, dass sie zur Zeit der Fruchtreife in diesem verwachsenen Teil aufreißen können. Dies unterstreicht die nahe Verwandtschaft mit der *Castanea-Cupula*.

- Männliche und weibliche Infloreszenzen sind homolog. Männliche Kätzchen enthalten durchschnittlich 14 bis 15 Blüten. Die Vermutung liegt somit nahe, dass auch eine weibliche Infloreszenz aus ziemlich vielen Achsen besteht.
- Teratologie: Cole (1923) beschreibt männliche Blüten oben an Cupularklappen. Dies kommt als Ausnahmeerscheinung nicht unerwartet, wenn die Klappen als modifizierte Verzweigungssysteme betrachtet werden.

Wenn wir von Modell 2 (Abb. 87.2.-3.) ausgehen, würde dies bedeuten, dass alle Cupularphyllome an den Achsen zweiter und dritter Ordnung stehen. Somit ergeben sich dieselben Deutungsprobleme wie bei *Castanea*. Vielmehr betrachte ich auch hier die Schuppen als "Tragblätter" nächst höherer Sprossordnungen (Modell 1, Abb. 55). Die Anhängsel sind somit homolog den Schuppen und Hauptstacheln der *Castanea-Cupula*.

Nothofagus menziesii

Die einzelnen Klappen stehen in dichasialer Anordnung an den Blüten. Im Gegensatz zu *Fagus sylvatica* fehlen deutliche Höcker an der Spitze der Klappen. Um die Anzahl ihrer integrierten Achsen festzustellen, müssen die Schuppen als Tragblätter solcher Sprossachsen untersucht werden. Die Schuppen sind stark zerschlitzt, und die einzelnen Teile sind lang und schmal, im Querschnitt oft rundlich (Abb. 71). Sie zeigen stellenweise (besonders an der Spitze) ein sekretorisches Zylinderepithel und können als kolleteren bezeichnet werden. Der Leitbündelverlauf bestätigt den dichasialen Aufbau insofern, als über weite Strecken drei Hauptbündel pro Klappe vorliegen, die sich in der Cupularbasis vereinigen und dann in die Stele der benachbarten Blüte münden. Der Aufbau einer Infloreszenz ist in Abb. 89 dargestellt.

Nothofagus solandri (Abb. 89)

Die Cupula ist ähnlich wie bei voriger Art gebaut. Anstelle einer zweiten Primanblüte findet sich eine Klappe. Dies zeigt wiederum, dass die einzelne Klappe eine Fortsetzung des cymösen Verzweigungsmusters dar-

stellt. Auch hier bestätigt der Leitbündelverlauf diesen Aufbau (Abb.72).

Trigonobalanus (Abb. 90)

Die Cupula ist mit jener von *Nothofagus* vergleichbar, nur tritt eine adaxiale Klappe an der Primanblüte dazu. Auch bei dieser Klappe liegt ein dichasiales Verzweigungsmuster vor, wobei ihre Achsen in eine Ebene verschoben sind. Sie kann Zweiteiligkeit andeuten (Abbildungen bei Forman 1964a). Dies deutet darauf hin, dass sie aus zwei Verzweigungssystemen aufgebaut ist.

Castanopsis (Abb. 91)

Die Struktur der Cupula kann durch die äussere Morphologie (Zonen mit Brakteen und solche mit Stacheln), sowie durch die untersten Tragblätter aufgeklärt werden. *Castanopsis acuminatissima* und *C. hystrix* zeigen dabei grosse Ähnlichkeit mit *Castanea*. So zeigt die Cupula neben Anhängseln apikale Höcker. Der Leitbündelverlauf weist auf dichasiale Verzweigungen hin. Im Gegensatz zu *Castanea* finden sich zusätzliche adaxiale Klappen an den Primanblüten (wie bei *Trigonobalanus*).

Chrysolepis chrysophylla (Abb. 92)

Im Unterschied zur vorhergehenden Gattung fehlen der Cupula apikale Höcker. Zusätzlich sind Klappen zwischen den Blüten ausgebildet. Diese sind mehr oder weniger stark zweiteilig und können als adaxiale Klappen der Blüten zweiter oder höherer Ordnungen verstanden werden. Da die einzelnen Klappen in dichasial verzweigte Stachelgruppen ausmünden, liegt der Schluss nahe, diese ins gesamte cymöse Verzweigungsschema einzuordnen wie bei *Castanea* und *Castanopsis*. Es kann bei *Chrysolepis* von einer Kombination zwischen Blüten- und Dichasiumcupula gesprochen werden.

Quercus robur

Querschnitte eines jungen Stadiums zeigen, dass eine mediane Symmetrieebene gelegt werden kann und damit die Cupula in zwei gleiche Teile (kongenital verwachsene Klappen) zerlegt werden kann (Abb. 45). Auf eine adaxiale Klappe fehlt jeglicher Hinweis. REM-Aufnahmen (Abb. 98. 3.-6.) legen zudem nahe, dass in der Achsel der Tragblätter zweiter

Ordnung keine separaten VP ausgebildet werden. Vielmehr entsteht ein geschlossener Ringwulst. An diesem Ringwulst werden apikal ständig neue Phyllome in horizontalen Reihen gebildet. Diese Phyllome stehen oft in einer für ein cymöses Verzweigungssystem charakteristischen Anordnung. Dies kann vor allem an den Phyllomen der untersten Ordnungen beobachtet werden.

So kann die Cupula von *Quercus* als ein dichasiales, kongenital "ineinandergeschachteltes" Sprosssystem gesehen werden (Abb. 93). Jede der etwa zehn horizontalen Schuppenreihen ist Ausgangsline zu einer weiteren Verzweigungsordnung:

Reihe	theoretische Anzahl Phyllome			
1	2^0	-	1	(T1)
2	2^1	=	2	(T2)
3	2^2	=	4	(T3)
.	.		.	.
.	.		.	.
10	2^9	-	512	(T10)

Phyllome können geteilt oder miteinander verwachsen sein. So kann T1 drei- bis einzipfelig, T2 und T3 oft einzipfelig sein. Phyllome höherer Ordnung zeigen Verschmelzungstendenzen. Im Fruchtstadium sind in der obersten Schuppenreihe bei Betrachtung mit der Stereolupe nur etwa 100 kleine Vorwölbungen sichtbar. Dass die oberen Schuppenreihen weniger Schuppen enthalten, als die formale Ableitung erwarten liesse, könnte erklärt werden mit Verschmelzungen zwischen Phyllomen und/oder monochasialen Endverzweigungen.

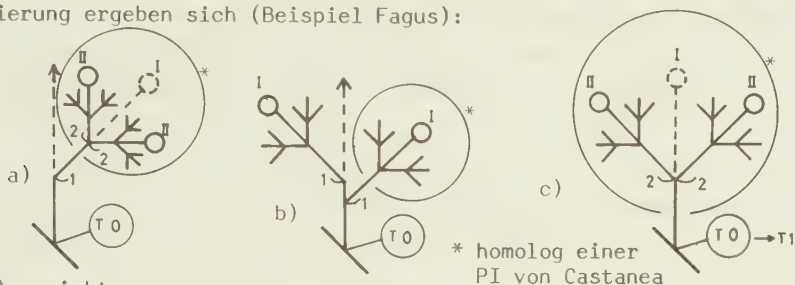
Lithocarpus

Zwischen den Cupulae von *Lithocarpus celebicus* und *Quercus robur* sind keine Unterschiede beobachtet worden.

Weibliche Infloreszenzen

Der Infloreszenzbau von Fagaceen wurde öfters beschrieben. Wenige Autoren allerdings (Reece 1938, Macdonald 1979) bezogen das Cupularsystem in den Bauplan der Blütenstände ein. Allerdings war bis anhin die Natur der Cupula unzulänglich bekannt. Am Schluss dieses Kapitels werden die PI mit den Cupularachsen schematisch dargestellt.

Abweichend von den übrigen Fagaceen erscheint zunächst der Aufbau der Infloreszenzen von *Fagus* und *Nothofagus*. Drei Möglichkeiten der Homologisierung ergeben sich (Beispiel *Fagus*):

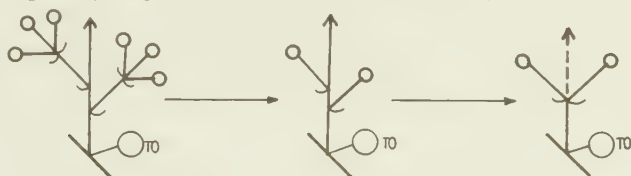


für a) spricht:

- Die Cupula weist gleiches Verhalten auf wie bei *Castanea*.
- Bei *Nothofagus* tritt oft, bei *Fagus* äusserst selten (Hjelmqvist 1948) eine Endblüte auf. Diese Blüte würde hier als Mittelblüte I gelten, was sonst bei Fagaceen häufig vorkommt. Bei *Fagus* wäre diese ausgefallen.

für b) spricht:

- Die folgende, mögliche Infloreszenzableitung:



- T1 des Falles a) fehlend.
- Junge Stadien zeigen, dass die beiden Blüten verschieden weit entwickelt sind (Abb. 7.3.-4.), was bei *Castanea* nicht zutrifft. Dort sind die beiden Blüten II einer PI gleich weit entwickelt. Dafür ist von den beiden untersten Blüten I die basale zunächst in der Entwicklung weiter fortgeschritten.
- Die Mittelblüte von *Nothofagus* würde zu einer Endblüte der häufig gestauchten Infloreszenz. Dies scheint zunächst unwahrscheinlich, da Kätzchen anderer Gattungen meist keine normal ausgebildeten Endblüten tragen. Allerdings fand Codaccioni (1962) gelegentlich Endblüten bei androgynen Kätzchen von *Castanea sativa*. Die weiblichen PI von *Trigonobalanus*, *Castanopsis*, *Chrysolepis* und *Lithocarpus*, die Thyrsen mit gestauchten Achsen darstellen, zeigen aber normal ausgebildete

Endblüten.

- Bei *Trigonobalanus* kommen einblütige PI vor. Diese gleichen - abgesehen von ihrer zusätzlichen adaxialen Cupularklappe - einer halben Infloreszenz von *Fagus*. Bei Reduktion eines Blütenstandes von *Trigonobalanus* auf zwei PI käme ein mit *Fagus* vergleichbarer Blütenstand zustande.

für c) spricht:

Ein einer PI von *Castanea* homologes Gebilde ist endständig. Dafür spricht in erster Linie das gleiche Cupularverhalten (*Dichasiumcupula*).

Mir scheint am meisten für Annahme b), am wenigsten für Annahme a) zu sprechen. Danach stehen bei *Fagus* zwei PI dichasialen Baues auf ungefähr gleicher Höhe in transversaler Stellung. Die Cupula ist entsprechend als Infloreszenzcupula zu bezeichnen.

Sind die beiden weiblichen Blüten bei *Fagus* verschiedenwertig im Verzweigungssystem?

Macdonald (1979) kommt auf Grund ontogenetischer Studien an *Fagus grandifolia* zum Schluss, dass von den beiden weiblichen Blüten eines Blütenstandes von *Fagus* die eine die Endblüte der Infloreszenz, die andere eine Seitenblüte darstellt. Er führt in erster Linie zwei Argumente für diese Auffassung ins Feld:

- Die eine der beiden Blüten eilt in jungen Stadien in der Entwicklung voraus.
- Unterhalb der kleineren der beiden Blüten sitzt eine zusätzliche Schuppe.

Meine Resultate sprechen jedoch gegen diese Interpretationen Macdonalds:

- Die Grössenunterschiede der beiden Blütenanlagen geben keine Hinweise auf eine Endblüte, denn in einem dichasialen System sind die beiden Achsen gleicher Ordnung nicht unbedingt genau gegenständig, was Grössenunterschiede zur Folge haben kann. Auch bei den homologen männlichen Infloreszenzen sind die beiden ersten Blütenanlagen - wenn auch etwas weniger deutlich - verschieden gross, und die Stipeln verhalten sich gleich. REM-Aufnahmen zeigen, dass beide Blüten von gleicher Ordnung sind (Abb. 96).
- Einzelne Tragblätter dürfen nicht zu solchen Begründungen gebraucht

werden, da sie sehr in Form und Anzahl der Teile variieren. Ausserdem zeigt Figur 3 von Macdonald (1979) unterhalb von Blüte I (nicht II!) eine kleine Schuppe zwischen den Stipeln, die er nicht bezeichnete und die nicht in sein Schema passen würde.

- Ausnahmsweise kommen Endblüten in den Infloreszenzen vor (Hjelmqvist 1948).
- Vergleich mit *Nothofagus*:

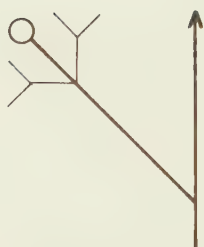
Die Endblüten der Infloreszenzen unterscheiden sich immer von den seitlichen. Sie sind dimer. Nach Poole (1950) besitzt *Nothofagus menziesii* oft eine abortive Endblüte. In meinem beschriebenen Beispiel von *Nothofagus menziesii* fehlt sie ganz. *Nothofagus solandri* zeigt zwei Blüten je Infloreszenz, wobei eine davon eine dimere Endblüte darstellt. Trimere Blüten sind immer Seitenblüten.

Schluss

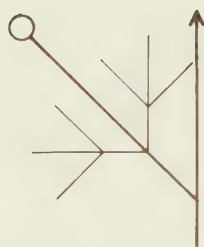
Es darf nach den Untersuchungen in dieser Arbeit festgehalten werden, dass die Cupula der Fagaceen einen einheitlichen Grundplan besitzt. Sie bildet mit den Blüten zusammen ein cymöses Sprosssystem, das infolge sehr hoher Verzweigungsgeschwindigkeit extrem komprimiert ist. Ihre Phyllome sind Tragblätter von Achsen höherer Ordnung. Ein generalisiertes Schema, das auf alle Gattungen angewendet werden kann, zeigt Abb. 94.

Die Anhangsorgane der Cupula (Schuppen, Stacheln, Lamellen) stehen in horizontalen Reihen. Sie sind verschieden gestaltet. So können sie zwei- oder mehrfach geteilt sein. Allgemein finden sich geteilte Phyllome eher in proximalen Zonen. Distal sind sie meist einfach. Es können aber auch mehrere zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen sein. Lamellen stellen das Extrem einer solchen Verwachsung dar. Hier sind alle Phyllome einer bestimmten Ordnung oder auch verschiedener Ordnungen miteinander verschmolzen (z.B. bei *Spirale*, *Quercus vestita*, Abb. 95.6.). In Abbildung 95 sind die verschiedenen Formen schematisch dargestellt.

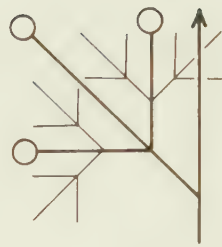
Es ergeben sich folgende wesentliche Infloreszenzmuster (nur ein- bis dreiblütige PI mit den untersten Verzweigungen der Cupula berücksichtigt):



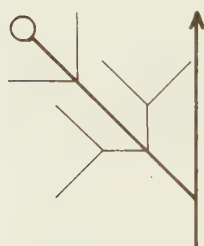
Lithocarpus
Quercus



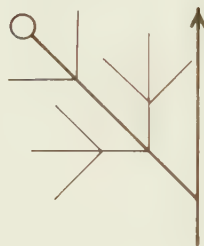
Castanea



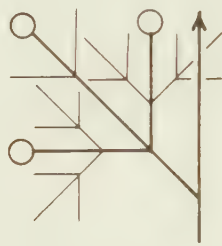
Castanea



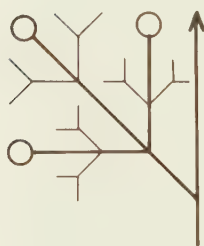
Trigonobalanus



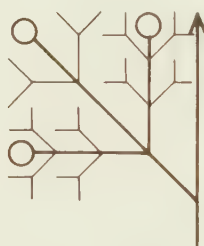
Castanopsis



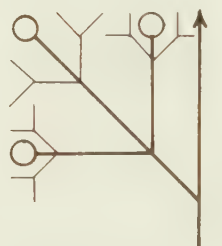
Castanopsis



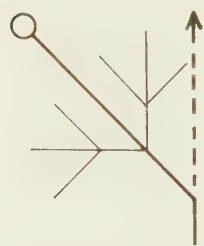
Trigonobalanus



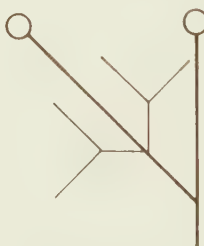
Chrysolepis



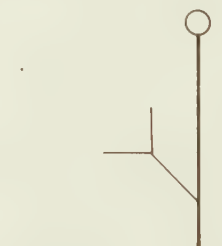
Lithocarpus



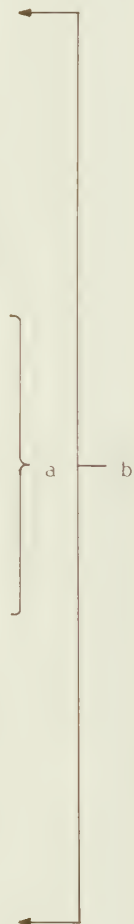
Fagus



Nothofagus



Nothofagus



a: PI = Thyrsus (Chrysolepis → zusammengesetzter Thyrsus)
b: Infloreszenz = Thyrsus (Nothofagus → meist mit Endblüte)

Aufgrund dieser Resultate wird es notwendig, zu prüfen, ob die Begriffe Blüten- und Dichasiumcupula (Forman 1966, Soepadmo 1968) sinnvoll sind. Aus folgenden Gründen scheint mir dies nicht der Fall zu sein:

- Sie sind morphologisch eindeutig nur für *Quercus*, *Lithocarpus* (Blütencupula) und *Castanea* (Dichasiumcupula) zu verwenden.
- Bei *Fagus* und *Nothofagus* müsste aus morphologischen Überlegungen ein dritter Typ, eine aus zwei Dichasiumcupulae zusammengesetzte Infloreszenzcupula, mitberücksichtigt werden, obschon diese sich äusserlich nicht vom zweiten Typ unterscheidet.
- Die übrigen Gattungen weisen ein Gemisch der beiden ersten Typen auf. *Trigonobalanus* und *Castanopsis* bilden an den Primarblüten adaxiale Klappen aus. Bei *Chrysolepis* finden sich solche Klappen gar an jeder Blüte. Eine adaxiale Klappe ist homolog einer Blütencupula. Sie ist lediglich einfacher gebaut und ihre Achsen sind in eine Ebene verschoben.

Ich schlage deshalb vor, die Begriffe Blüten- und Dichasiumcupula in Zukunft zu vermeiden und nur eindeutige Begriffe wie Cupularklappen oder Cupularbecher zu verwenden.

Insgesamt scheint bemerkenswert, dass nach der neuen Deutung (wenig Verzweigungsgrade, phyllomartige Schuppen, relativ geringe Achsenstauung) der Cupularstruktur *Nothofagus* die einfachsten Formen aufweist. Am komplexesten sind die Cupulae bei *Castanea*, *Castanopsis* und *Chrysolepis*, bei denen nicht nur die Verzweigungsgrade sehr hoch sind, sondern auch die Cupularphyllome sich verschiedenartig differenzieren (Schuppen und wehrhafte Stacheln). Dieser Befund hat auch systematische Konsequenzen.

4.3. Männliche Blüten

Die männlichen Fagaceenblüten sind im Gegensatz zu den weiblichen in der bisherigen Literatur vernachlässigt worden. Kirchner et al. (1925) beschreiben in kurzer Form die männlichen Blüten von Buche, Eiche und Kastanie. Das Perianth einer Eichenblüte wird mit dem dazugehörigen, apikal zweigeteilten Tragblatt abgebildet. Einen ähnlichen Fall zeigt Abbildung 48.1. Büsgen (1916) bemerkt, dass männliche Blüten von *Fagus*

sylvatica im Juli bereits angelegt sind und zeichnet eine entsprechende Infloreszenz. Rowlee und Nichols (1900) haben einen Schlüssel einiger Quercus-Arten aufgrund der männlichen Blüte aufgestellt und dabei insbesondere das Perianth näher betrachtet.

Nach Garrison (1957) sind die Stamina von *Fagus grandifolia* in einer Spirale angeordnet. Meine Untersuchungen an *Fagus sylvatica* zeigen aber zyklische Verhältnisse (Abb. 13).

Der Leitbündelverlauf ist bei den Blüten dieser beiden Arten gleich und auch ihre Mikrosporogenese verläuft nach ähnlichen Mustern.

Aspekte der Mikrosporogenese bei einzelnen Quercus-Arten wurden von Conrad (1900), Stairs (1964) und Auger-Barreau (1967) dargestellt. Aus meinen Ergebnissen ist dazu in erster Linie zu ergänzen, dass sich bei *Quercus robur* die Pollensackwand meist nach dem Dikotylen-Typ entwickelt, dass das vielzellige Archespor bereits Ende August vorliegt, dass die Meiose im Februar beginnt und gegen Ende März abgeschlossen wird. Brunkener (1975) zeigt, dass die vier Typen der Antherenwandentwicklung (Davis 1966) bei vielen Arten der Angiospermen manchmal im gleichen Sporangium kombiniert vorkommen können. Oft herrscht aber ein Typ vor, so bei *Quercus robur* der Dikotylen-Typ, was ich bestätigen kann.

4.4. Weibliche Blüten

Blütenbau

Aus der Literatur gewinnt man oft den Eindruck, als seien die Blüten sehr regelmässig gebaut. In Wirklichkeit jedoch zeigen sie eine erhebliche Variabilität. Insbesondere unvollständige Karpelle, wie ich sie bei *Quercus* und *Lithocarpus* gezeigt habe, sind in der Literatur wenig erwähnt worden (z.B. Langdon 1939, Rebuck 1952).

Tucker (1977) und Tucker et al. (1980) berichten über Zwitterblüten, die ausnahmsweise an weiblichen Infloreszenzen von Quercus-Arten vorkommen. Solche Fälle habe ich bei meinen untersuchten Quercus-Arten nicht beobachtet.

Nach Porsch (1950) besitzt die Edelkastanie einen oberständigen Frucht-

knoten, der seitlich mit der Blütenhülle verwachsen ist. Ob die seitlichen Gewebe axialen oder blattartigen Ursprunges sind, kann indessen nicht beurteilt werden. Es bleibt nur das morphologische Kriterium, dass die sich vom Gynoecium abhebende Blütenhülle oberhalb des Ovars steht. Somit muss von Epigynie gesprochen werden.

Bemerkenswert bei den Fagaceen sind einzellige Haare in der Ovarhöhle (z.B. Conrad 1900, Langdon 1939 für *Quercus*, Guéguen 1901, Büsgen 1916, Kaniewski 1965, Soepadmo 1972 für *Fagus*). Sie kommen bei sämtlichen von mir untersuchten Fagaceen-Arten vor, ausser bei den *Nothofagus*-Arten. Dass sie bei *Nothofagus* fehlen, wurde auch von van Steenis (1953) vermerkt.

Ontogenese

Nur wenige Autoren haben sich bisher mit der Blütenentwicklung von einzelnen Fagaceen-Arten befasst (z.B. Garrison 1957 für *Fagus*, Rebuck 1952 und Turkel et al. 1955 für *Quercus*, Langdon 1939 für beide Gattungen). Der bemerkenswert lange Zeitraum zwischen Bestäubung und Befruchtung wurde ausser von diesen Autoren bereits von Büsgen (1916) für *Fagus sylvatica* erwähnt. Bei *Quercus alba* wird die weibliche Infloreszenz im Sommer angelegt und überwintert als Höcker (Rebuck 1952). Die Meiose findet in der zweiten Junihälfte statt, die Befruchtung Anfang Juli. Es liegen also ähnliche Verhältnisse vor, wie ich sie bei *Quercus robur* gefunden habe. Turkel et al. (1955) kamen bei *Quercus alba* zu ähnlichen Resultaten.

Embryologie

Nach Kirchner et al. (1925) besitzt *Fagus sylvatica* zur Zeit der Bestäubung noch keine Samenanlagen. Dies trifft jedoch nach meinen Beobachtungen nicht zu. Wie schon Büsgen (1916) bei *Fagus sylvatica* abgebildet hat, zeigt das Ovulum der Fagaceen ausserordentlich lange Integumente, wobei das äussere länger und dicker als das innere ist. Dies dürfte mit einer Obturatorfunktion zusammenhängen. Derartig lange Integumente sind im Rahmen der Angiospermen nur von wenigen Fällen bekannt. So erwähnt Maheshwari (1950) *Myriocarpa* und *Leucosyke* (Urticaceae), die ein sehr langes inneres Integument mit Obturatorfunktion besitzen. Kaul und Kapil (1974) zeigen, dass bei *Exbucklandia populnea*

(Hamamelidaceae) das äussere Integument auf der Gegenseite der Plazenta stark auswächst. Beim reifen Samen dient es als Flügel der Windverbreitung. Bor und Bouman (1974) finden bei *Codiaeum variegatum* (Euphorbiaceae) eine Verlängerung des Nucellus und des äusseren Integumentes. Nach Bagda (1948) besitzt das Ovulum von *Quercus macrolepis* kein Exostom. Die zugrunde gelegten Längsschnitte scheinen aber schräg zu sein. Sicher ist auch hier wie bei *Quercus robur* Endo- und Exostom ausgebildet (Abb. 61.1., Hjelmqvist 1953).

Nach Bagda (1952) entwickelt sich der Embryosack von *Quercus macrolepis* und nach Turkel et al. (1955) der von *Q. alba* nach dem Adoxa-Typ. Nach meinen Untersuchungen kommt bei *Quercus robur* der Polygonum-Typ vor (Hjelmqvist 1953).

Ueber *Quercus*-Arten liegen von Conrad (1900) und Stairs (1964) relativ ausführliche embryologische Arbeiten vor. Benson (1894) und Hjelmqvist (1957) beschreiben die auch von mir untersuchten Arten. Benson (1894) untersuchte die Entwicklung des Embryosackes bis hin zur Befruchtung. Dabei weist sie auf die Nucelluskappe von *Fagus* und allgemein auf die Caecumbildung hin. Das Caecum bildet sich bei *Castanea* und *Quercus* nicht nur, wie von Benson beschrieben, zwischen Nucellus und innerem Integument, sondern dringt auch in den Raum ein, der durch Auflösung des innersten Bereiches des inneren Integumentes entstanden ist, und umgibt den zum Postament gewordenen Nucellusrest. Hjelmqvist (1957) befasst sich mit der Entwicklung von Embryo und Endosperm. Er erwähnt indessen bei *Fagus sylvatica* den vor seiner Obliteration auffällig grosszellig werdenden Nucellus (Juni) und die Bildung von zwei verschiedenen Zonen des Endosperms nicht. Auch ist er der Ansicht, dass bei *Fagus sylvatica* das Endosperm an der Basis des Samens am besten erhalten bleibt. Dies trifft nach meinen Beobachtungen nicht zu.

Das Nucellusgewebe von *Fagus* wird nach der Befruchtungszeit auffällig grosszellig. Endress (1972) stellt ähnliches auch bei *Cinnamomum camphora* (Lauraceae) fest. Diese Vergrösserung der Nucelluszellen steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit ihrer späteren Auflösung.

Mogensen (1974, 1975) beschreibt die Abortion von Samenanlagen bei *Quercus*. Auch befruchtete Samenanlagen können abortieren. Mogensen

(1973) untersuchte den Weg der Reservestoffe in den Samenanlagen von *Quercus*. Die Hauptreserven (Stärke und Lipide) befinden sich im äusseren Integument. Von dort wandern sie durch das Leitsystem über Chalaza und Postament in den Embryosack. In späteren Stadien bei fehlendem innerem Integument und Postament erfolgt die Translokation wahrscheinlich direkt vom äusseren Integument in den Embryosack.

Bei *Nothofagus*-Arten (Poole 1952) beträgt die Zeit zwischen Bestäubung und Befruchtung neun bis zehn Wochen. Die Samenanlagen entwickeln sich erst nach der Bestäubung und besitzen lediglich ein Integument. Der Embryosack entsteht nach dem Polygonum-Typ und tritt bald mit dem Integument in Kontakt. Reste des Nucellus bilden ein Postament mit Leitfunktion. Das Endosperm entwickelt sich nukleär. Im fertig entwickelten Endosperm bleibt eine zentrale Höhle als Vakuole bestehen. Diese Resultate zeigen eigentümlicherweise grössere Ähnlichkeit mit den Befunden bei *Quercus robur* als mit denen der näher verwandten *Fagus sylvatica*.

4.5. Beziehungen zwischen Entwicklungsrhythmus, Blütezeit, Blütedauer, Bestäubungsbiologie und geographischer Verbreitung

Die Blüten werden teilweise sehr früh angelegt, männliche Blüten bei *Fagus sylvatica* und *Quercus robur* im Sommer des Vorjahres, bei *Castanea sativa* ein kleiner Teil ebenfalls, die meisten aber erst im Frühling vor der Anthese. Weibliche Blüten entstehen bei *Fagus sylvatica* ebenfalls im Sommer des Vorjahres, bei den beiden andern Arten erst im Frühling. Solche Unterschiede im Entwicklungsrhythmus sind bemerkenswert. Aufgrund des Verhaltens zahlreicher mitteleuropäischer Angiospermen-Arten hat Hummel (1967) sieben Typen aufgestellt und auf Zusammenhänge mit ihrer geographischen Verbreitung hingewiesen.

Die hier untersuchten Arten können mit folgenden Typen verglichen werden:

- männliche und weibliche Blüten von <i>Fagus sylvatica</i>	→ Typ	1	
- männliche Blüten von <i>Castanea sativa</i>	→ Typ	6/7	} Typ 6/7
- weibliche Blüten von <i>Castanea sativa</i>	→ Typ	6	
- männliche Blüten von <i>Quercus robur</i>	→ Typ	1	} Typ 7
- weibliche Blüten von <i>Quercus robur</i>	→ Typ	6	

Typ 1: Die Blüten werden bei den grössten Tageslängen angelegt. Im Winterhalbjahr findet eine ausgeprägte Ruhepause statt. Erst danach kommt es zur Anthese. Vertreter dieses Types besitzen in erster Linie verwandtschaftliche Beziehungen zu Arten, die im östlichen und nordöstlichen Asien stark verbreitet sind.

Typ 6: Anlage und Entfaltung der Blüten finden in derselben Vegetationsperiode statt. Vertreter dieser Gruppe gehören zu Familien und Gattungen, die überwiegend in den Tropen und Subtropen verbreitet sind.

Typ 7: Die Blüten werden sowohl im Vorjahr als auch im Jahr der Anthese angelegt. Die Verbreitung solcher Arten ist vor allem im Mittelmeergebiet und in Vorderasien.

Die vor allem in Mitteleuropa stark verbreitete *Fagus sylvatica* besitzt nach dieser Einteilung Beziehungen zu fernöstlichen Arten. *Fagus* ist in der gemässigten Zone der Nordhemisphäre (Eurasien, östliches Nordamerika) verbreitet.

Bei den beiden andern Arten verhalten sich die männlichen und weiblichen Blüten unterschiedlich. Bei ihnen müssen in erster Linie die Blüten beider Geschlechter zusammen, erst in zweiter Linie die Typen der einzelnen Geschlechter beurteilt werden. *Castanea sativa* ist tatsächlich mediterran verbreitet. Das Verhalten ihrer weiblichen und zum Teil auch männlichen Blüten deutet auch auf verwandtschaftliche Beziehungen zu tropischen oder subtropischen Vertretern hin (*Castanopsis*). *Quercus robur* schliesslich ist in weiten Teilen Europas verbreitet. Sie kommt auch im mediterranen Gebiet vor. *Quercus* ist als Gattung auf der ganzen Nordhemisphäre verbreitet. Betrachtet man männliche und weibliche Blüten von *Quercus robur* gesondert, so werden Beziehungen zu fernöstlichen und auch tropischen oder subtropischen Vertretern dieser Gattung deutlich.

Die Blütezeit dauert bei *Fagus sylvatica* und *Quercus robur* nur fünf bis sieben Tage und findet bereits Anfang Mai statt. Bei *Castanea sativa* dagegen beginnt sie erst Mitte Juni und dauert über einen Monat. Die beiden windbestäubten Arten *Fagus sylvatica* und *Quercus robur* haben eine kurze Blütezeit im Frühling während des Laubaustriebs. Der

Pollen kann auf diese Weise in grossen Mengen abgegeben werden. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Bestäubung möglichst vieler weiblicher Blüten. Dagegen dauert die Anthese bei *Castanea sativa* viel länger, was die Wahrscheinlichkeit einer Bestäubung dieser entomophilen Art erhöht. Als Bestäuber treten bei *Castanea* neben Käfern auch andere Insekten auf (Stäger 1946, Porsch 1950, Harada et al. 1974).

4.6. Systematik

4.6.1. Probleme bezüglich Unterfamilien, Tribus und Gattungen

Gattungen

Nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben (Schwarz 1936, Hjelmqvist 1948, Erdtman 1952, 1967, 1969, Forman 1964a+b, Soepadmo 1968, 1970, 1972) wurden die vierzehn "Gattungen" *Fagus*, *Nothofagus*, *Trisyngyne*, *Trigonobalanus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*, *Pasania*, *Cyclobalanus*, *Lithocarpus*, *Cyclobalanopsis*, *Erythrobalanus*, *Macrobalanus* und *Quercus* einander in folgenden Merkmalen gegenübergestellt: Anordnung der männlichen und weiblichen Blüten an den Infloreszenzen, Infloreszenzen hängend oder aufrecht, androgyne Kätzchen vorkommend oder fehlend, Cupula (klappig oder geschlossen, Anzahl Blüten darin, mit Stacheln, Schuppen oder Lamellen), Blütenbau beider Geschlechter, Antherengrösse und Pollenstruktur, Natur der Griffeläste und Narben, Querschnittsform der Frucht, Lage der abortierten Ovula, Keimung. Die erhaltenen Daten führten zu Zusammenschlüssen von "Gattungen" (in Klammern Autoren, deren Resultate damit bestätigt wurden):

- *Nothofagus*, *Trisyngyne* → *Nothofagus* (van Steenis 1954)
- *Pasania*, *Cyclobalanus*, *Lithocarpus* → *Lithocarpus* (Abbe 1974a, Hjelmqvist 1974)
- *Cyclobalanopsis*, *Erythrobalanus*, *Macrobalanus*, *Quercus* → *Quercus* (Melchior 1964, Soepadmo 1968, 1972)

Einige Autoren (Forman 1964a, Melchior 1964, Soepadmo 1968, 1972) erwähnen *Chrysolepis* neben *Castanopsis* nicht als eigene Gattung. Doch liegen meiner Ansicht nach genügend Unterschiede vor, beide als Gattun-

gen aufrechtzuerhalten. So besitzt *Chrysolepis* im Gegensatz zu *Castanopsis* reicherblütige männliche und weibliche Pl. sowie androgyne Kätzchen. Insbesondere die Struktur der Cupulae ist verschieden. So ist die Cupula von *Chrysolepis* von Anfang an klappig, besitzt Zwischenklappen und weist apikal neben den Anhängseln keine VP auf.

Unterschiede zwischen weiteren benachbarten Gattungen

Nothofagus besitzt gegenüber *Fagus*:

nur eine bis drei Blüten pro Infloreszenz, wovon meist eine Endblüte, Cupula ohne VP und mit verschiedengradiger Verwachsung von Schuppen und Klappen, oft Drüsen an Cupula und Blüten, oft vermehrte Staubblattzahl, sehr lange Antheren mit ausgeprägterer Konnektivspitze, andere Pollenstruktur (Erdtman 1952), kein Pistillodium, teilweise dimere weibliche Blüten, unitegmische Ovula, anderen Pericarpstyp (Soepadmo 1965), teils anderen vegetativen Bau (Soepadmo 1972), andere Holzanatomie (Shimaji 1962)

Castanopsis besitzt gegenüber *Castanea*:

keine androgynen Kätzchen, andere Struktur der Cupula (adaxiale Klappen, teilweise unregelmässige oder gar keine Öffnung, teils nur Schuppen oder gar keine Anhängsel), ein Gynoecium aus drei Karpellen, teils anderen vegetativen Bau (Toan 1965), andere Holzanatomie (Shimaji 1962)

Lithocarpus besitzt gegenüber *Castanopsis*:

häufig androgyne Infloreszenzen, andere Cupula (Becher mit Schuppen oder konzentrischen Lamellen), oft mehr als drei Karpelle, einen runden Frucht-Querschnitt, Unterschiede im vegetativen Bereich (Soepadmo 1970)

Andere taxonomisch wichtige Arbeiten

Erdtman (1952, 1967, 1969) untersuchte die Pollenmorphologie von Fagaceen. Grob vereinfacht lassen sich aufgrund von Form und Grösse der Pollenkörner, sowie der Anzahl ihrer Aperturen drei Typen festlegen:

Typ 1 → *Trigonobalanus*, *Quercus*, *Fagus*

Typ 2 → *Nothofagus*

Typ 3 → *Castanea*, *Castanopsis* (vermutlich auch *Chrysolepis*), *Lithocarpus*
Shimaji (1962) untersuchte vegetative und anatomische Merkmale bei den sechs Gattungen *Nothofagus*, *Fagus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*

und Quercus. In seinen Untersuchungen fehlen Chrysolepis und die später entdeckte Gattung Trigonobalanus.

Sutton (1969, 1975), sowie Sutton und Mogensen (1971) legen eine subgenerische Klassifikation von Quercus aufgrund von vorhandenen oder fehlenden Blattprimordien in reifen Embryonen vor (auch Okamoto 1976).

Cutler (1964) untersuchte anatomische Merkmale der vegetativen Organe von Trigonobalanus und stellt nahe Verwandtschaft mit tropischen Arten von Lithocarpus und Quercus fest.

Okamoto (1976) befasst sich mit ausgewachsenen Embryonen der Familie. Er teilt die hypogäisch keimenden Pflanzen in drei Typen ein:

H-I → Epikotyl kaum entwickelt, erste Blätter der gekeimten Pflanze schuppenförmig

(Castanea, Castanopsis, Lithocarpus, selten Quercus)

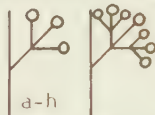
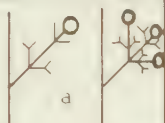
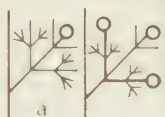
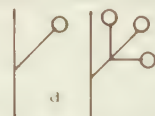
H-II → Epikotyl als Höcker, erste Blätter der gekeimten Pflanze normal (Quercus)

H-III → erste Blätter schuppenförmig, schon am reifen Embryo sichtbar (Quercus)

Die durch eigene Beobachtungen und eingehendes Studium taxonomischer Literatur gut begründeten acht Gattungen werden in der folgenden Tabelle einander gegenübergestellt. Mit (1) bezeichnete Kolonnen enthalten teilweise Angaben aus der Literatur (Schwarz 1936, Reece 1938, Hjelmqvist 1948, Forman 1964a, Soepadmo 1968, 1970, 1972, Abbe 1974a). Ausgehend von den drei in der Literatur meisterwähnten Unterfamilien werden Merkmale oder Merkmalskombinationen als fagoid (f), castaneoid (c) oder quercoid (q) bezeichnet.

Weitere Abkürzungen:

a	Infloreszenz aufrecht	kl	konzentrische Lamellen
ap	apikal	r	regelmässig
b	Cupula becherförmig	sch	Schuppen
ba	basal	st	Stacheln
d	Dichasium	t	Thyrus
df	Dorsalflügel	ur	unregelmässig
ep	epigäisch	zt	zusammengesetzter Thyrus
g	Cupula geschlossen, bei Fruchtreife aufreissend	*	Antheren sehr klein
h	Infloreszenz hängend		
hyp	hypogäisch		
k	Cupula klappig (mit Anzahl Klappen je PI)		

Gat- tungen	männliche In- floreszenz (1): je 1 Pl	männliche Blüte (1)	weibliche In- floreszenz: je 1 Pl	androgyn In- floreszenzen (1) Pl	(mit Cupula)	Cupula	jede Blüte mit eigener Cupula	Primanblüten mit eigener Cupula
Fagus		P(6) A8 Pist.		-	d	k (2)	-	-
Notho- fagus		P(6) A4-40 -		-	d	k (1-2)	-	-
Trigono- balanus		P(6) A6 -		-	t	k (3-6)	-	+
Castanea		P(6) A12 * Pist.		+	d	q	-	-
Castanopsis		P(6) A12 * Pist.		-	t	q	-	+
Chryso- lepis		P(6) A12 * Pist.		-	zt	k (~7)	+	+
Litho- carpus		P(6) A12 * Pist.		+	dt	b	+	+
Quercus		P(5) A5 -		-	d	b	+	+

Gat- tungen	Cupula- Anhängsel	weibliche Blüte	Griffeläste und Narbe	Transmissions- gewebe	weibliches Perianth	Leitbündel- verlauf	basale karpell- höhle (Quer- schnittsform)	Haare im Ovar- innern	Fruchtquer- schnittsform	abortierte SA (1)	Keimung (1)	Pericarpotyp (1)
Fagus	sch	P(6) G(3) -	f	f	f	f	 r	f	 +df	ap	ep	f
Notho- fagus	sch (kl)	P(4-6) G(2-3) -	q	q	fq	f	 r	-	 +df	ap	ep	eigener Typ
Trigono- balanus	sch	P(6) G(3) Sto 0 oder 6	q	q	c	fq	 r	cq	 +df	ap	ep	f
Castanea	st sch	P(6) G(6) Sto 12	c	c	c	c	 ur	cq	 -df	ap	hyp	q
Castanopsis	st sch	P(6) G(3) Sto 12	c	c	c	c	 r	cq	 -df	ap	hyp	q
Chrysolepis	st sch	P(6) G(3) Sto 12	c	c	c (q)	c	 r	cq	 -df	ap	hyp	q
Lithocarpus	sch kl	P(6) G(3-6) Sto 12	c	cq	q	cq	 ur	cq	 -df	ap	hyp	q
Quercus	sch kl	P(6-10) G(2-4) -	q	q	q	q	 ur	cq	 -df	ap ba	hyp	q

Unterfamilien

Eine Zusammenstellung der Auffassungen verschiedener Autoren über die Gliederung der Fagaceen zeigt, dass eine grosse Vielfalt von Meinungen vorliegt, dies auch bei neueren Arbeiten. Ausgegangen wird von den drei Unterfamilien Fagoideae (f), Castaneoideae (c) und Quercoideae (q). Je nach Autor werden die Gattungen unterschiedlich zu diesen Unterfamilien zusammengefasst, wobei die hier aufgezählten Gattungen manchmal in mehrere aufgespalten waren. In Klammern ist die Anzahl der vom betreffenden Autoren verstandenen Gattungen angegeben.

	(8)	(5)	(11)	(9)	(7)	(8)	(9)	(7)	(8)	(5)	(10)
Gat- tungen \ Autor	Oersted 1866/71	Prantl 1894	Schwarz 1936	Brett 1964	Forman 1964a	Melchior 1964	Luong 1965	Soepadmo 1968/72	Elias 1971	Abbe 1974a	Hjelmqvist 1974
Fagus	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
Nothofagus	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
Trigonobalanus	-	-	-	-	q	f	c	q	q	?	f
Castanea	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c
Castanopsis	c	-	c	c	c	c	c	c	c	c	c
Chrysolepis	-	-	-	c	-	-	c	-	c	c	c
Lithocarpus	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c
Quercus	q	c	q	c	q	q	c	q	q	q	q

Folgende Gattungen lassen sich gut in diese drei Unterfamilien einordnen:

Fagus, Nothofagus → in die erste

Castanea, Castanopsis, Chrysolepis → in die zweite

Quercus → in die dritte

Lithocarpus wurde immer zu den Castaneoideae gestellt, besitzt aber viele quercoide Züge (Cupula, weibliches Perianth, Ovar).

Trigonobalanus wurde bisher je nach Wertung einzelner Merkmale zu den Fagoideae oder Quercoideae eingeordnet. Als fagoid können im männlichen Bereich die PI, im weiblichen die Anzahl Blüten pro PI, die klappige Cupula, das Ovar, die Keimung und der Pericarptyp gelten. Als quercoid finden sich die langen, vielblütigen Kätzchen, die Primärblütencupula (adaxiale Klappe), die männlichen Blüten, die Griffeläste (allerdings auch bei Nothofagus so ausgebildet) und die Haare im Ovarinnern.

Wenn an diesen drei Unterfamilien festgehalten wird, ist es wohl sinnvoll, aufgrund meiner Untersuchungen Lithocarpus zu den Castaneoideae und Trigonobalanus zu den Fagoideae zu stellen. Eine zweite Möglichkeit wäre aber die Einführung neuer Unterfamilien, wie dies durch Lozano et al. (1979) nach ihrem Fund von Trigonobalanus in den Anden Kolumbiens mit den Trigonobalanoideae auch tatsächlich geschehen ist. Führt man dies aber konsequent weiter, muss auch die intermediäre Lithocarpus eine eigene Unterfamilie erhalten (Lithocarpoideae). Als drittes ist zu bedenken, ob nicht zwei Unterfamilien sinnvoller wären, nämlich die windbestäubten Fagoideae (oder Quercoideae) und die insektenbestäubten Castaneoideae. Allerdings wäre damit die Problematik um Lithocarpus nicht aus dem Wege geschafft, nur durch die stärkere Bewertung der Bestäubungsweise verringert.

Nur aufgrund des Cupularachsensystems ist keine befriedigende Klassifikation zu ermitteln. In einem solchen Fall würden Quercus mit Lithocarpus, Castanea mit Fagus und Nothofagus, Trigonobalanus mit Castanopsis sowie Chrysopsis vier Gruppen bilden.

Als vierte Möglichkeit werden die acht Gattungen auf fünf Tribus verteilt, und Unterfamilien werden fallengelassen.

Tribus

Die Rangstufe der Tribus wurde für die Gliederung der Fagaceae selten benutzt. Brett (1964) verteilte die Gattungen der Castaneoideae in die vier Tribus Castaneeae, Lithocarpeae, Pasanieae und Querceae, während Melchior (1964) und Hjelmqvist (1974) die enger gefassten Castaneoideae in zwei Tribus weiter aufgliederten: Castaneeae und Pasanieae.

Hält man an den drei üblichen Unterfamilien fest, so verwendet man am

besten fünf Tribus zur weiteren Unterteilung. In der ersten Unterfamilie sind dann die Fageae und Trigonobalaneae enthalten, in der zweiten die Castaneeae und Lithocarpeae, sowie in der dritten die Querceae.

Folgende neue Klassifikationsmöglichkeiten scheinen mir erwägenswert zu sein:

	Unterfamilie	Tribus	Gattung
1)	Fagoideae	Fageae	Fagus, Nothofagus
		Trigonobalaneae	Trigonobalanus
	Castaneoideae	Castaneeae	Castanea, Castanopsis, Chrysolepis
		Lithocarpeae	Lithocarpus
	Quercoideae	Querceae	Quercus
2)	Fagoideae	-	Fagus, Nothofagus
	Trigonobalanoideae	-	Trigonobalanus
	Castaneoideae	-	Castanea, Castanopsis, Chrysolepis
	Lithocarpoideae	-	Lithocarpus
	Quercoideae	-	Quercus
3)	Fagoideae	Fageae	Fagus, Nothofagus
		Trigonobalaneae	Trigonobalanus
		Querceae	Quercus
	Castaneoideae	Castaneeae	Castanea, Castanopsis, Chrysolepis
		Lithocarpeae	Lithocarpus
4)	-	Fageae	Fagus, Nothofagus
	-	Trigonobalaneae	Trigonobalanus
	-	Castaneeae	Castanea, Castanopsis, Chrysolepis
	-	Lithocarpeae	Lithocarpus
	-	Querceae	Quercus

Da es zweckmässig ist, sich klassifikatorisch konservativ zu verhalten, sind Vorschläge zwei und drei eher abzulehnen. Für das natürlichste System halte ich Vorschlag vier.

4.6.2. Vergleich mit den Betulaceen

Von allen Angiospermen sind die Betulaceae den Fagaceae am ähnlichsten. Die zum Vergleich benützten Angaben über die Betulaceae stammen aus den Arbeiten von Endress (1967, 1977), jene über die Fagaceae aus eigener Beobachtung.

Gemeinsamkeiten beider Familien:

Betulaceae und Fagaceae sind Windblütler (Ausnahme Castaneoideae). Damit verbunden finden sich schlaffe, hängende, männliche Infloreszenzen. Die Infloreszenzen stellen Kätzchen dar, deren PI bei Betulaceae und manchen Fagaceae dichasial aufgebaut sind. Die kleinen Blüten sind bei beiden Familien eingeschlechtig. Ihre Verteilung ist monoecisch. Das Perianth ist unscheinbar. Bei den männlichen Blüten der Coryloideae und den weiblichen der Betuloideae fehlt es ganz. Zwischen Bestäubung und Befruchtung liegt eine längere Zeitspanne.

In Bau und Ontogenese, sowie in Embryologie finden sich weitere Uebereinstimmungen beider Familien. Das Gynoecium zeigt zur Blütezeit ein eigentümliches Differenzierungsgefälle. Die apikalen Teile, Narbe und Griffel mit Transmissionsgewebe, sind voll ausdifferenziert. Dagegen erscheinen die basalen Teile stark retardiert. Erst nach der Anthese wächst das unterständige Ovar stark heran, differenziert sich das Transmissionsgewebe im Ovarbereich und werden die Samenanlagen befruchtungsreif. Von den immer mindestens zwei Samenanlagen je Gynoecium entwickelt sich stets nur eine zum reifen Samen; die übrigen degenerieren. Die Frucht differenziert sich zu einer Nuss.

Die Samenanlagen sind anatrop und krassinuzellat. Sie werden von einem Leitbündel versorgt, das sich durch den Funiculus in die Chalaza hinzieht. Von dort teilt es sich in mehrere Bündel auf, die sich ins Integument - bei den Fagaceae ins äussere - fortsetzen. Beide Familien bilden meist ein einzelliges Archespor aus. Ihre Embryosackbildung verläuft nach dem Polygonum-Typ. In der Folge degenerieren die Antipoden rasch. Zwischen Chalaza und Embryosack finden sich langgestreckte Zellen. Das Endosperm entwickelt sich nukleär. Es bleibt als dünne Schicht um den vollentwickelten Embryo erhalten. Der den Samen versorgende, hadrozentrische Synventralmedianus persistiert während der Fruchtreife.

Unterschiede zwischen den beiden Familien:

Die Betulaceae besitzen keine Cupula. In ihren Blüten fehlen Rudimente des andern Geschlechtes. Eine Konnektivspitze fehlt ihnen immer. Das Gynoecium ist immer dimer mit einfachem Leitbündelverlauf. Insbesondere die Dorsalbündel sind reduziert (*Ostrya*) oder fehlen sogar (*Carpinus*). Die Ovarhöhlen der Betulaceae besitzen zunächst nur ein spaltförmiges Lumen infolge eines Füllgewebes, das sich erst bei der Samenreifung auflöst. Haare im Ovarinnern fehlen. Jedes Karpell enthält nur eine unitegmische Samenanlage.

Innerhalb des Familienpaares der Fagaceae und Betulaceae nimmt *Nothofagus* eine besondere Stellung ein. Erstens ist sie die Gattung unter den Fagaceae, die den Betulaceae am nächsten kommt durch ihre eigentümliche Merkmalskombination (oft dimeres Gynoecium; keine Haare im Ovar; Dorsalmedianus bei *N. menziesii* fehlend; Samenanlagen unitegmisch; Frucht klein und mit Dorsalflügeln, ähnlich *Alnus* und *Betula*; vgl. Endress 1977). Zweitens kommt nach meinen Untersuchungen noch dazu, dass bei ihr die Cupula von allen Fagaceen-Gattungen am einfachsten gebaut ist. Dass sie bei einigen *Nothofagus*-Arten sogar fehlt, deutet darauf hin, dass sie hier nicht einen voll integrierten Bestandteil der weiblichen Infloreszenzen darstellt wie in allen andern Fagaceen-Gattungen. Dies gibt einen weiteren Hinweis auf die zentrale Stellung dieser Gattung innerhalb der Fagaceae und Betulaceae.

Während Hjelmqvist (1948, 1974) und Abbe (1974b) die Betulaceae in eine eigene Ordnung der Betulales stellen, erachte ich es als gerechtfertigt, beide Familien in der Ordnung der Fagales zu behalten, da die Fagaceae über *Nothofagus* sehr eng mit den Betulaceae verbunden sind.

ZUSAMMENFASSUNG

Männliche Infloreszenzen

Die männlichen Infloreszenzen der Gattungen *Trigonobalanus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*, *Lithocarpus* und *Quercus* sind Ähren oder Thyrsen. Eine Partialinfloreszenz von *Castanea sativa* besitzt bemerkenswerterweise neben den sieben dichasial angeordneten Blüten noch acht primordial bleibende Blütenanlagen.

Bei *Nothofagus* stehen die Blüten einzeln oder zu dritt in der Achsel von Laubblättern.

Der Blütenstand von *Fagus sylvatica* besteht aus zwei reichblütigen Dichasien, die in den letzten Auszweigungen in Monochasien übergehen können. Die Schuppen an der Infloreszenzachse sind als Stipeln der Tragblätter der beiden ältesten Blüten zu deuten. Im Gegensatz zu *Nothofagus* fehlt hier eine Terminalblüte.

Cupula

Die Cupula besteht aus Klappen, die entweder von Anfang an frei sind (*Fagus*, z.T. *Nothofagus*, *Trigonobalanus*, *Chrysolepis*), erst bei der Fruchtreife durch Aufreißen frei werden (*Castanea*, *Castanopsis*) oder stets verwachsen sind (*Lithocarpus*, *Quercus*, z.T. *Nothofagus*). Sie umgibt eine Infloreszenz (*Fagus*, *Nothofagus*), eine Partialinfloreszenz (*Trigonobalanus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*) oder jede einzelne Blüte (*Lithocarpus*, *Quercus*), wobei die adaxialen Klappen von *Trigonobalanus*, *Castanopsis* und *Chrysolepis* (hier auch die Zwischenklappen) bestimmten Blüten zuzuordnen sind.

Die Cupularklappen stehen an der Stelle, wo bei weiterer dichasialer Verzweigung des Blütenstandes die nächsten Blüten zu erwarten wären. Von besonderem Interesse ist der Befund, dass die Anordnung der Schuppen und Stacheln auf der Aussenseite der Cupula nicht zufällig ist, sondern ein mehr oder weniger konstantes Muster zeigt, das jenem der reichverzweigten Cymen bei männlichen Blütenständen gleicht. Cupularanhängsel entsprechen somit Phyllomen und sind "Tragblätter" von Achsen nächst höherer Ordnung im Dichasium. An der Cupula von *Castanea*, *Ca-*

stanopsis und Chrysolepis treten Stachelgruppen auf, die ihrerseits dichasial aufgebaut sind und sich ins dichasiale Gesamtsystem der Partialinfloreszenz einfügen. Daraus wird geschlossen, dass die weiblichen Blüten zusammen mit ihrer Cupula ein hochkomplexes cymöses Sprosssystem darstellen. In der Cupula treten dabei die Achsen nicht einzeln hervor, sondern bleiben durch hohe Verzweigungsgeschwindigkeit stark gestaucht und kongenital verbunden. Im apikalen Bereich der Cupula verschmelzen die Phyllome allmählich miteinander zu einem kompakten "Körper" (Nothofagus, Trigonobalanus, Chrysolepis, Lithocarpus, Quercus) oder es finden sich daneben zusätzliche, in die Cupula integrierte Höcker, die als reduzierte Blütenanlagen gelten dürfen (Fagus, Castanea, Castanopsis).

Weibliche Infloreszenzen

Die weiblichen und androgynen Infloreszenzen stellen - ohne Berücksichtigung der Cupula - bei Trigonobalanus, Castanea, Castanopsis, Chrysolepis, Lithocarpus und Quercus Ähren oder Thyrsen dar. Bei Fagus sind dabei nur die untersten beiden, transversal stehenden Blüten ausgebildet. Die Nothofagus-Infloreszenz besitzt eine bis drei Blüten, gleicht also jener von Fagus. Wird die Cupula im Infloreszenzbau mitberücksichtigt, so ist das Blütenstandsmuster viel komplexer. So werden die weiblichen Partialinfloreszenzen zu reich verzweigten Dichasien (Fagus, Nothofagus, Castanea, z.T. Lithocarpus, Quercus), Thyrsen (Trigonobalanus, Castanopsis, z.T. Lithocarpus) oder gar zusammengesetzten Thyrsen mit Endblüten (Chrysolepis). Das Fagus-Köpfchen besteht aus zwei gegeneinander leicht verschobenen Dichasien. Die Infloreszenz von Nothofagus ist ähnlich aufgebaut, allerdings besitzt ihre Achse im Gegensatz zu Fagus meist eine Endblüte.

Männliche Blüten

Die männlichen Blüten von Fagus sylvatica, Castanea sativa und Quercus robur werden einander im Verhalten der Organzahl und der Phyllotaxis gegenübergestellt.

Die männlichen Blüten von Fagus sylvatica und Quercus robur werden bereits im Sommer vor dem Blühjahr, ein grosser Teil jener von Castanea sativa erst im Frühjahr vor der Anthese angelegt. Die Antherenwand entwickelt sich bei Fagus sylvatica nach dem Basis-Typ (Davis 1966), bei

Quercus robur in erster Linie nach dem Dikotylen-Typ. Bei *Castanea sativa* kommen beide Typen häufig vor.

Die Anthese findet bei im schweizerischen Mittelland wachsenden Exemplaren der insektenblütigen *Castanea sativa* Ende Juni und im Juli statt. Sie dauert über einen Monat lang im Gegensatz zu nur wenigen Tagen Anfang Mai bei den beiden windbestäubten Arten.

Die Blüten zeigen bei *Fagus sylvatica* und *Quercus robur* je zwei Wachstumsphasen (Sommer und Frühjahr). Dazwischen findet die Winterruhe statt. Die meisten Blüten von *Castanea sativa* werden erst im Frühjahr angelegt und zeigen daher nur eine Wachstumsphase.

Weibliche Blüten

Auch bei den weiblichen Blüten werden Organzahl und Phyllotaxis miteinander verglichen.

Das unterständige Gynoecium besteht bei *Fagus sylvatica* aus drei verwachsenen Karpellen, bei *Castanea sativa* aus fünf bis neun (oft sechs) und bei *Quercus robur* aus zwei bis vier. Bei *Quercus robur* treten ab und zu Bildungen auf, die als Zwischenform zwischen einem und zwei Karpellen interpretierbar sind. Im Gegensatz zu den beiden andern Arten fehlen ihr eigentliche Dorsalmediani.

Als Besonderheit kommen in der Ovarhöhle einzellige Epidermishaare vor, die bei *Fagus sylvatica* nur dem Septenzentrum unterhalb der Ovularansatzstellen entspringen. Bei den beiden andern Arten wachsen überall im Ovarhohlraum Epidermiszellen zu Haaren aus.

Bei den weiblichen Blüten von Vertretern anderer Gattungen ist bemerkenswert, dass *Nothofagus menziesii* und *Trigonobalanus doichangensis* einige quercoide Züge aufweisen: kurzer asymplikatier Abschnitt, kopfige Narbe, Verlauf des Transmissionsgewebes. Auch *Lithocarpus celebicus* besitzt quercoide Merkmale: Perianth, Zwischenformen zwischen einem und zwei Karpellen, Leitbündelverlauf im Ovarbereich und Transmissionsgewebe im symplikatier Abschnitt.

Die weiblichen Blüten von *Fagus sylvatica* werden bereits im Sommer vor dem Blühjahr angelegt und besitzen daher zwei Wachstumsphasen, zwischen die eine Winterruhe eingeschaltet ist. Die Blüten von *Castanea sativa*

und *Quercus robur* werden dagegen erst im Frühjahr vor der Anthese angelegt und zeigen nur eine Wachstumsphase.

Zur Zeit der Befruchtung ist der synasziatische Abschnitt bei *Fagus sylvatica* verhältnismässig hoch, bei *Quercus robur* sehr niedrig. *Castanea sativa* verhält sich intermediär, allerdings wird der synasziatische Abschnitt später ebenfalls sehr hoch. Dies führt dazu, dass bei *Fagus sylvatica* und *Castanea sativa* die abortierten Samenanlagen im Gegensatz zu *Quercus robur* apikal liegen.

Embryologie

Die Samenanlagen besitzen bei den entwicklungs geschichtlich untersuchten Arten aussergewöhnlich lange Integumente (Obturatorfunktion). Das Archospor ist einzellig. Der Embryosack entwickelt sich nach dem Polygonum-Typ. Das Endosperm bildet zwei verschiedene Zonen um den Embryo herum aus, eine periphere kleinzellige und eine ausgedehnte, zentral liegende grosszellige. Eine zentrale Höhle bleibt frei von Endosperm. *Fagus sylvatica* zeigt eine ausgeprägte Nucelluskappe und Caecumbildung innerhalb des Nucellus. Im Zentrum des Nucellus werden langgestreckte Zellen ausgebildet. Die Befruchtung findet Ende Mai statt. Das Nucellusgewebe wird vor der Obliteration grosszellig. *Castanea sativa* und *Quercus robur* bilden dagegen im Bereich der innersten Zone des inneren Integumentes ein Caecum aus. Der Nucellus wird am Apex aufgelöst und darunter zum Postament, das aus langgestreckten Zellen besteht. Die Befruchtung findet bei *Castanea sativa* in der zweiten Julihälfte, bei *Quercus robur* Mitte Juni statt.

Systematik

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse unterstützen eine Gliederung der Fagaceae in die acht Gattungen *Fagus*, *Nothofagus*, *Trigonobalanus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*, *Lithocarpus* und *Quercus*. Teilt man diese Gattungen den drei Unterfamilien Fagoideae, Castaneoideae und Quercoideae zu, so ist die weitere Untergliederung in Tribus zu empfehlen, da *Trigonobalanus* und *Lithocarpus* sonst zu wenig eindeutig eingeordnet werden können. Zur ersten Unterfamilie gehören dann die Fageae und die Trigonobalanaceae, zur zweiten die Castaneeae und die Lithocarpeae, in die dritte schliesslich die Querceae. Noch besser wäre es, die Unter-

familien wegzulassen.

Da viele Merkmale des Infloreszenz- und Blütenbereiches bei Fagaceae und Betulaceae übereinstimmen und die beiden Familien besonders über die Gattung Nothofagus - die nach der neuen Deutung der Cupularstruktur zudem eine besonders einfach gebaute Cupula aufweist - eng miteinander verbunden sind, werden beide Familien in der Ordnung der Fagales belassen.

LITERATURVERZEICHNIS

- Abbe, E.C. 1974a: Flowers and inflorescences of the "Amentiferae". - Bot. Rev. 40: 159-261.
- " 1974b: Betulales in: Encyclopaedia Britannica. Macropaedia 2:872-875. - Ed. 15. - Helen Hemingway Benton Publ., Chicago.
- Auger-Barreau, Madame 1967: Le plastidome dans le tissu sporogène, les microspores et les grains de pollen des Amentifères. I. *Quercus pedunculata* Ehrh. - Le Botaniste 50:7-15.
- Bagda, H. 1948: Morphologische und biologische Untersuchungen über *Valonea*-Eichen (*Quercus macrolepis* Ky.) im Haci-Kadin-Tal bei Ankara. - Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara 1:89-125.
- " 1952: Untersuchungen über den weiblichen Gametophyten der *Valonea*-Eiche (*Quercus macrolepis* Ky.). - Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul 17:77-94.
- Baillon, H. 1875: Recherches organogéniques sur les Amentacées. - Assoc. Franç. Avanc. Sci. Confs.: 756-771 repr. as-Traité du développement de la fleur et du fruit (Suite) X. Castanéacées. - *Adansonia* 12 (1876): 1-20.
- Benčat, F. 1967: Entstehung, Formen und Typen der verzweigten männlichen Blütenkätzchen bei *Castanea sativa* Mill. - *Biologia (Bratislava)* 22:237-245.
- Benson, M. 1894: Contributions to the embryology of the Amentiferae 1. - Trans. Linn. Soc. Bot., Ser. 2, 3:409-424.
- Berridge, I.M. 1914: The structure of the flower of the Fagaceae, and its bearing on the affinities of the group. - Ann. Bot. 28:509-526.
- Bor, J. and Bouman, F. 1974: Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum variegatum*. - *Phytomorphology* 24:280-296.
- Brett, D.W. 1964: The inflorescence of *Fagus* and *Castanea*, and the evolution of the cupules of the Fagaceae. - *New Phytol.* 63:96-118.
- Brunkener, I. 1975: Beiträge zur Kenntnis der frühen Mikrosporangienentwicklung der Angiospermen. - *Svensk Bot. Tidskr.* 69:1-27.

- Büsgen, M. 1916: Blumenentwicklung und Zweigwachstum der Rotbuche (*Fagus sylvatica*). - Z. Forst- und Jagdwesen 48:289-306.
- Čelakowsky, L. 1890: Ueber die Cupula von *Fagus* und *Castanea*. - Jahrb. Wiss. Bot. 21:128-162.
- " 1893: Ueber die Blütenstände der *Quercus ilicifolia* und die Eichelcupula. - Oesterr. Bot. Z. 43:272-277.
- Codaccioni, Madeleine 1962: Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques cupulifères. - 2. Thèse. - Revue de cytologie et de biologie végétales. - 12, Rue Cuvier. - Paris - V.
- Cole, L.W. 1923: Teratological phenomena in the inflorescences of *Fagus sylvatica*. - Ann. Bot. 37:147-150.
- Conrad, A.H. 1900: A contribution to the life history of *Quercus*. - Bot. Gaz. 29:408-418.
- Cutler, D.F. 1964: Anatomy of vegetative organs of *Trigonobalanus Forman* (Fagaceae). - Kew Bull. 17:401-409.
- Daumann, E. 1941: Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. - Beih. Bot. Centralbl. 61A(1942):11-82.
- Davis, Gwenda L. 1966: Systematic embryology of the Angiosperms. - Wiley, New York-London-Sydney.
- Eichler, A.W. 1878: Blüthendiagramme, 2. Theil.-Engelmann, Leipzig.
- Elias, T.S. 1971: The genera of Fagaceae in the southeastern United States. - J. Arnold Arboret. 52:159-195.
- Endress, P.K. 1967: Systematische Studie über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Hamamelidaceen und Betulaceen. - Bot. Jahrb. Syst. 87:431-525.
- " 1972: Zur vergleichenden Entwicklungsmorphologie, Embryologie und Systematik bei Laurales. - Bot. Jahrb. Syst. 92:331-428.
- " 1977: Evolutionary Trends in the Hamamelidales-Fagales-Group.- Plant Syst. Evol. Suppl. 1:321-347.
- Erdtman, G. 1952: Pollen morphology and plant taxonomy. - Angiosperms.- Almqvist & Wiksell, Stockholm (Fagaceae: 176-177).
- " 1967: On the pollen morphology of *Trigonobalanus* (Fagaceae).- Bot. Not. 120:324-333.
- " 1969: Handbook of palynology. - Munksgaard (Fagaceae: 103).

- Forman, L.L. 1964a: *Trigonobalanus*, a new genus of Fagaceae, with notes on the classification of the family. - Kew Bull. 17:381-396.
- " 1964b: *Trigonobalanus* and its importance in the taxonomy of the Fagaceae. - Proc. Roy. Soc. London B 161:48-49.
- " 1966: On the evolution of cupules in the Fagaceae. - Kew Bull. 18:385-419.
- Frei, Eva 1955: Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 65:60-115.
- Garrison, H.J. 1957: Floral morphology and ontogeny of *Fagus grandifolia* Ehrh. - Ph. D. Thesis, Penn. State Univ. - Diss. Abstr. 17:2777, 2778.
- Gerlach, D. 1969: Botanische Mikrotechnik, Eine Einführung. - Thieme, Stuttgart.
- Gifford, E.M. 1950: Softening refractory plant material embedded in paraffin. - Stain Technol. 25:161-162.
- Guéguen, F. 1901: Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. - Mersch, Paris.
- Harada, F.; Moriya, K.; Yabe, T. 1974: Observation on the survival and longevity of adults *Culex* and *Aedes* mosquitoes fed on flowers of some nectar plants (III). - Jap. J. Sanit. Zool. 25:79-88.
- Hjelmqvist, H. 1948: Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. - Bot. Not. (Suppl.) 1948:77-121 (Fagaceae).
- " 1953: The embryo sac development of *Quercus robur* L. - Phytomorphology 3: 377-384.
- " 1957: Some notes on the endosperm and embryo development in Fagales and related orders. - Bot. Not. 1957:173-195.
- " 1974: Fagales in: Encyclopaedia Britannica. Macropaedia 7:139-142. - Ed. 15. - Helen Hemingway Benton Publ., Chicago.
- Hummel, K. 1967: Die jahresperiodische Entwicklung der Blütenanlagen in der Flora von Mitteleuropa. - Bot. Jahrb. Syst. 87:399-430.
- Kaniewski, K. 1965: Development and anatomical structure of cupule and pericarp in the genus *Fagus*. - Roczn. Dendrol. 19:35-57.

- Kaul, Usha and Kapil, R.N. 1974: *Exbucklandia populnea* from flower to fruit. - *Phytomorphology* 24:217-228.
- Kirchner, O.; Loew, E.; Schröter, C. 1925: *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*. - Band II, Abt. 1. - Ulmer, Stuttgart (Cupuliferae: 1-253).
- Langdon, Ladema M. 1939: Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the Fagaceae and Juglandaceae. - *Bot. Gaz.* 101:301-327.
- " 1947: The comparative morphology of the Fagaceae. I. The genus *Nothofagus*. - *Bot. Gaz.* 108:350-371.
- Lendner, A. 1916: Sur la cupule des Fagacées. - *Bull. Soc. Bot. Genève, Sér. 2*, 8: 161-166.
- Lozano-C., G.; Hernández-Camacho, J.; Henao-S., J.E. 1979: Hallazgos del genero *Trigonobalanus* Forman, 1962 (Fagaceae) en el Neotropico -I-. - *Caldasia* 12:517-537.
- Luong, N.-T. 1965: *Castanopsis* (D. Don) Spach in the flora of Vietnam. - Thesis, Leningrad.
- Macdonald, A.D. 1979: Inception of the cupule of *Quercus macrocarpa* and *Fagus grandifolia*. - *Canad. J. Bot.* 57:1777-1782.
- Maheshwari, P. 1950: *An introduction to the embryology of Angiosperms*. - Mc Graw-Hill, New York-Toronto-London.
- Melchior, H. 1964: in Engler's *Syllabus der Pflanzenfamilien* 2:49-51. - Borntraeger, Berlin.
- Mogensen, H.L. 1973: Some histochemical ultrastructural and nutritional aspects of the ovule of *Quercus gambelii*. - *Amer. J. Bot.* 60:48-54.
- " 1974: Ovule abortion in *Quercus*. - *Amer. J. Bot.* 61: Abstr. 60
- " 1975: Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). - *Amer. J. Bot.* 62:160-165.
- Okamoto, M. 1976: Seedling morphology of the Fagaceae. - *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.* 30:1-18.
- Oersted, A.S. 1866: *Bidrag til Egeslaegtens Systematik*. - *Naturh. Forening. Vidensk. Meddel.*: 11-88.
- " 1871: *Bidrag til Kundskab om Egefamilien i Nutid og Fortid*. - *Vidensk. Selsk. Skr. 5 Raekke Naturv. Mathem.* 9(6):331-538.

- Palibin, J.V. 1909: Sur la cupule des Fagus. - Bull. Soc. Bot. Genève 1: 359.
- " 1935: Sur la morphologie florale des Fagacées. - Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. Math. Nat. 1935:349-381.
- Payer, J.-B. 1857: Eléments de Botanique:92-93, 240. - Paris.
- Poole, A.L. 1950: Studies of the New Zealand Nothofagus species:
1. Taxonomy and floral morphology. 2. Nut and Cupule development.-
Trans. Proc. Roy. Soc. New Zeal. 78:363-380/502-508.
- " 1952: The development of the Nothofagus seed. - Trans. Proc. Roy. Soc. New Zeal. 80:207-212.
- Porsch, O. 1950: Geschichtliche Lebenswertung der Kastanienblüte. - Oesterr. Bot. Z. 97:269-321.
- Prantl, K. 1887: Beiträge zur Kenntnis der Cupuliferen. - Bot. Jahrb. Syst. 8:321-336.
- " 1894: in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien 3,1:47-58. - Engelmann, Leipzig.
- Raud, G. 1961: Etude morphologique et anatomique de la bogue du Châtaignier. - Bull. Soc. Bot. France 108:130-158.
- Rebuck, A.L. 1952: An ontogenetic study of the pistillate flower and inflorescence of Quercus alba. - M.S. Thesis, Penn. State Coll.
- Reece, P.C. 1938: Morphology of the flowers and inflorescences of the Fagaceae. - Ph. D. Thesis, Cornell Univ. Libr., Ithaca, New York.
- Rowlee, W.A. und Nichols, S.P. 1900: The taxonomic value of the staminate flowers of some of the oaks. - Bot. Gaz. 29:353-356.
- Schwarz, O. 1936: Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung Quercus L. - Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 13:1-22.
- Shimaji, K. 1962: Anatomical Studies on the Phylogenetic Interrelationship of the Genera in the Fagaceae. - Bull. Tokyo Univ. Forests 57:1-64.
- Soepadmo, I. 1965: A Revision of the Genus Quercus L. Subgen. Cyclobalanopsis (Oersted) Schneider* in Malesia. - Gardens' Bull. Singapore 22: 355-427.

- Soepadmo, E. 1970: Florae Malesianae Praecursores XLIX. Malesian species of *Lithocarpus* Bl. (Fagaceae). - *Reinwardtia* 8:197-308.
- " in: van Steenis, C.G.G.J. 1972: Flora Malesiana. - Noordhoff International Publishing, Leyden (Fagaceae:265-403).
- Stäger, R. 1946: Die Edelkastanie in botanischer und entomologischer Hinsicht. - Lüthy, Bern.
- Stairs, G.R. 1964: Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. - *Bot. Gaz.* 125: 115-121.
- van Steenis, C.G.G.J. 1953: Results of the Archbold Expeditions: Papuan *Nothofagus*. - *J. Arnold Arboret.* 34:301-374.
- " 1954: Additional note on *Nothofagus*. - *J. Arnold Arboret.* 35:266-267.
- " 1971: Revision of *Nothofagus* in New Caledonia. - *Adansonia*, Ser. 2,11:615-624.
- Sutton, D.D. 1969: The mature embryo of *Quercus* and its relation to subgeneric classification. - *Proc. Nebraska Acad. Sci.* 79:11-12.
- " 1975: Mature embryo dimensions in relation to classification of oaks (*Quercus*, Fagaceae). - *Michigan Academician* 7:303-313.
- Sutton, D.D. und Mogensen, H.L. 1971: Systematic implications of leaf primordia in the mature embryo of *Quercus*. - *Phytomorphology* 20:88-91.
- Toan, L.N. 1965: The boundary between the genera *Castanopsis* and *Lithocarpus* (*Quercus*, Fagaceae) and some data on their taxonomy.- *Bot. J. (Moskau)* 50:997-1001.
- Tognini, F. 1894: Ricerche di morfologia ed anatomia sul fiore femminile e sul frutto del Castagno (*Castanea vesca* Gaertn.).- *Atti Ist. Bot. Univ. Pavia* II, 3:1-35.
- Troll, W. 1926: Ueber die weiblichen Partialinfloreszenzen von *Pasania* Miq. und *Quercus* L. - *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 44:290-295.
- Tucker, J.M. 1972: Hermaphroditic flowers in Californian Oaks. - *Madroño* 21:482-486.
- Tucker, J.M.; Neilson, R.P.; Wullstein, L.H. 1980: Hermaphroditic flowering in Gambel Oak. - *Amer. J. Bot.* 67:1265-1267.

Turkel, H.S.; Rebeck, A.L.; Grove, A.R. Jr. 1955: Floral morphology
of white oak (*Quercus alba*). -
Penn. State Coll. Agric. Exp. Sta. Bull. 593: 14 p.

Fagus sylvatica

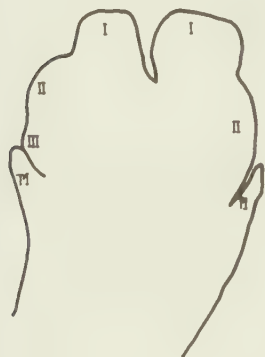
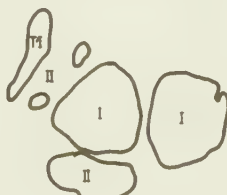


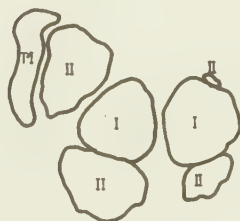
Abb. 1: Längsschnitt durch eine
junge männliche Infloreszenz
vom 5. August 1975



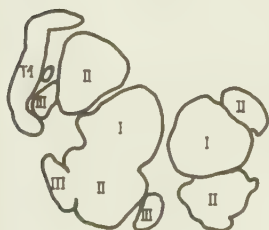
2.1.



2.2.



2.3.



2.4.



2.5.



2.6.

Abb. 2: Querschnittserie durch eine
junge männliche Infloreszenz vom
5. August 1975.
Die Infloreszenz besitzt keine
Endblüte und setzt sich aus
zwei Dichasien zusammen.



3.1.



3.2.

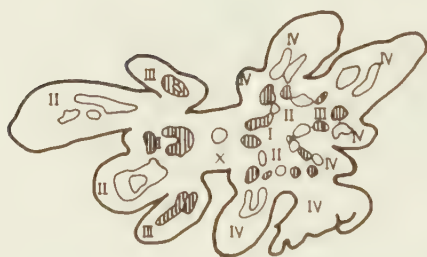


3.3.

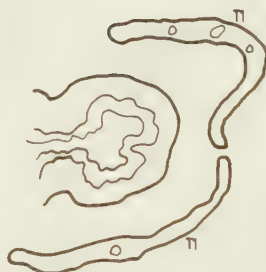
200 μm



3.4.



3.5.



3.6.

x: oben blind endendes Bündel

Abb. 3: Querschnittserie durch die Blütenstiele einer jungen männlichen Infloreszenz vom 20. August 1975. Die Blütenspuren fügen sich in dichasialer Weise zusammen, was schematisch in Abb. 4 dargestellt wird.

4.1.

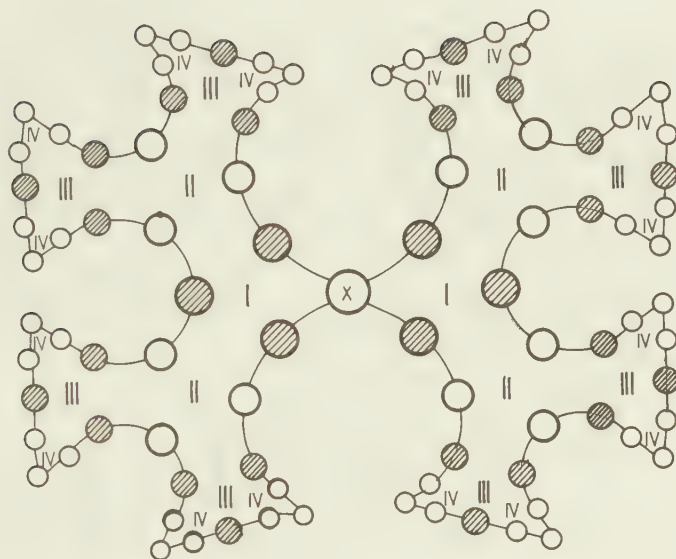


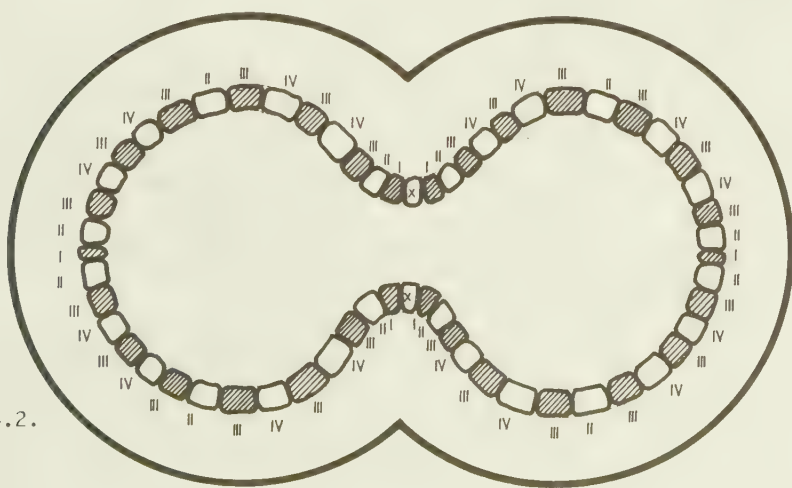
Abb. 4: Schematische Darstellung der dichasialen Blütenspurenver-einigung

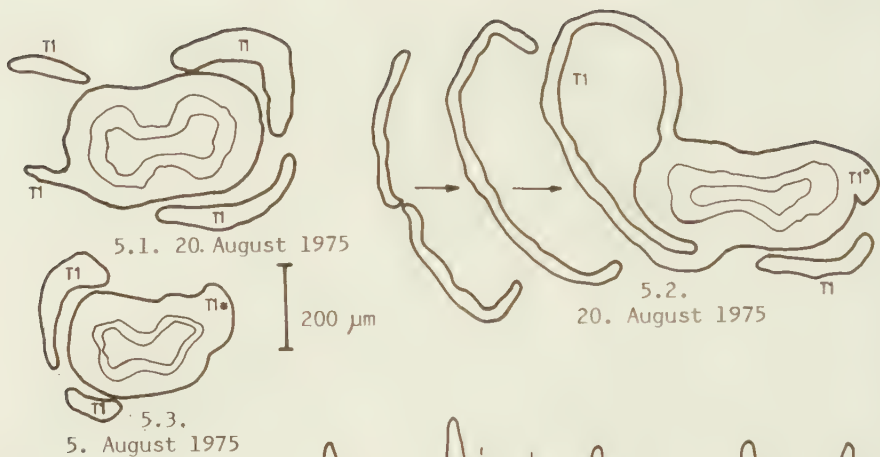
4.1. Bereich der Blütenstielverwachsungen

4.2. Infloreszenzachse

x oben blind endendes Bündel

4.2.





6.1.



6.2.



6.2.



6.2.

Abb. 5: Querschnitte durch männliche Infloreszenzachsen
5.1. mit vier Schuppen (Stipeln)
5.2. mit einer freien und zwei verwachsenen Schuppen; eine Schuppe ist wenig entwickelt*
5.3. mit zwei Schuppen und einer Anlage*

Abb. 6: Schematische Darstellung dieser Schuppen in zwei verschiedenen Ansichten (6.1. und 6.2.)

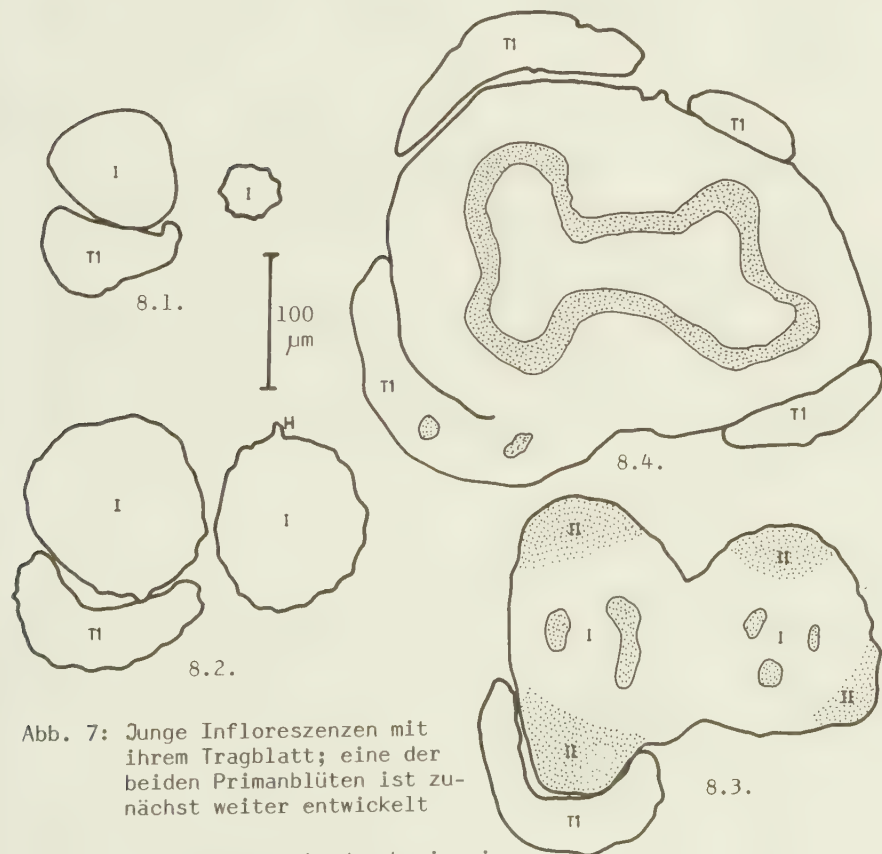
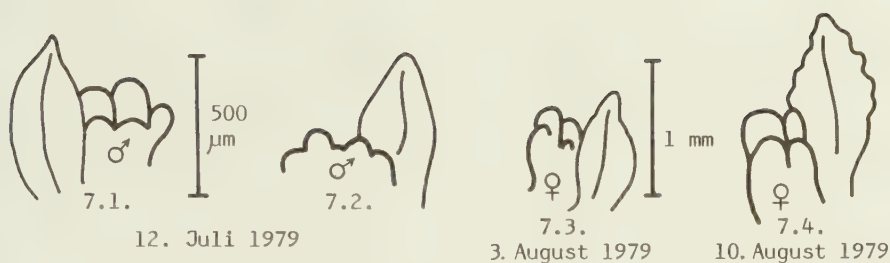


Abb. 7: Junge Infloreszenzen mit ihrem Tragblatt; eine der beiden Primanblüten ist zunächst weiter entwickelt

Abb. 8: Querschnittserie durch eine junge weibliche Infloreszenz vom 5. August 1975

- H einzelliges Haar
- I Blütenanlagen
- II Primordien der Cupularklappen
- meristematisches Gewebe

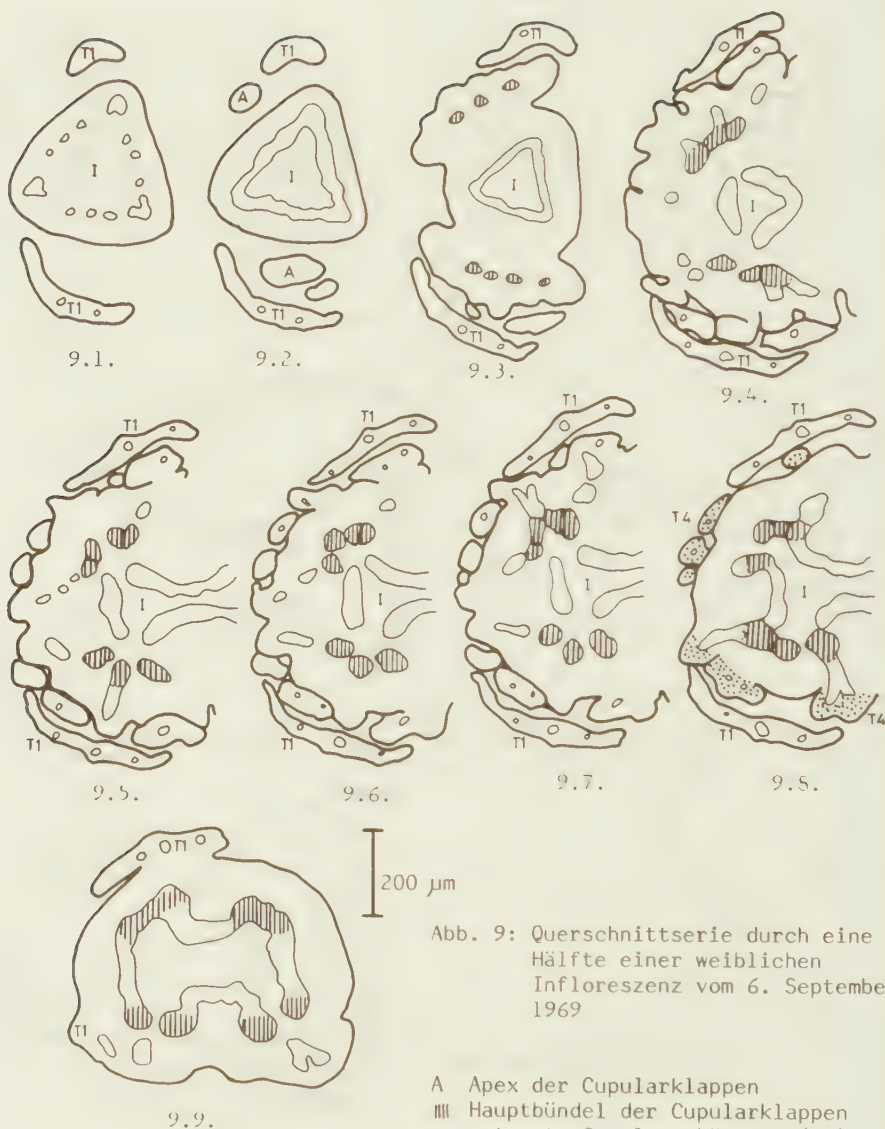


Abb. 9: Querschnittserie durch eine Hälfte einer weiblichen Infloreszenz vom 6. September 1969

A Apex der Cupularklappen
 ||| Hauptbündel der Cupularklappen
 :::: unterste Cupularanhängsel (T4)

Blütenspuren und Cupularbündel fü-
 gen sich in dichasialer Weise zu-
 sammen, was in Abb. 10 schematisch
 gezeigt wird.

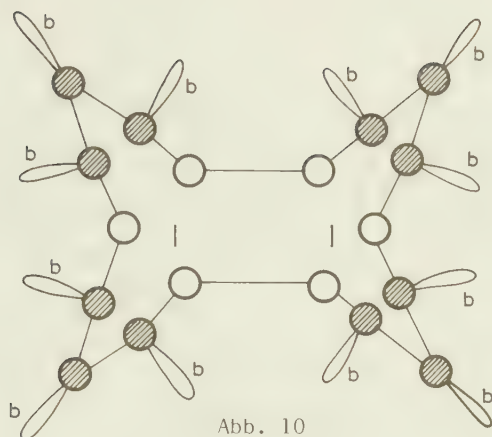


Abb. 10

Abb. 10: Schematische Darstellung der dichasialen Vereinigung von Blüten Spuren (I) und Cupularhauptbündeln (schraffiert)

b Bündel der Cupularanhängsel

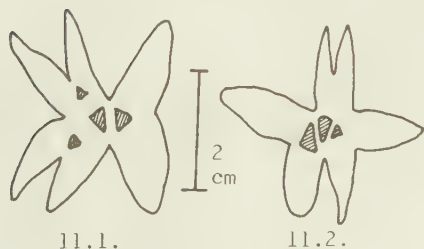
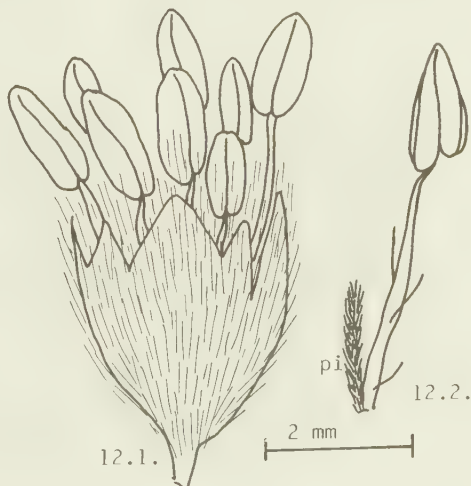
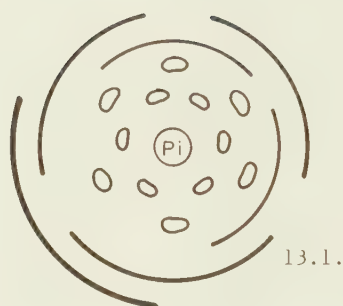


Abb. 11: Abnorme Cupulae (von oben) zeigen das dichasiale Verhalten von Klappen und Blüten (schraffiert: frühere Anwachsstelle der Blüten)

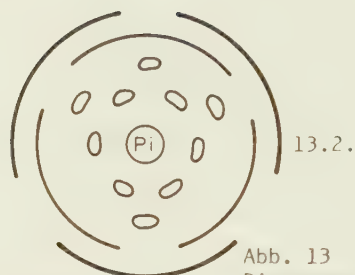
Abb. 12: 10. Mai 1970
12.1. männliche Blüte
12.2. Staubblatt mit langem Filament und kurzer Konnektivspitze

pi Pistillodium



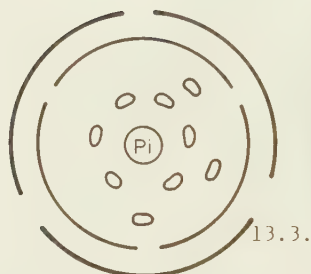


13.1.



13.2.

Abb. 13
Diagramme männlicher
Blüten
Pi Pistillodium



13.3.



14

Abb. 14
Männliche Blüte
vom 13. September
1969

a aequifazial
e extrors
f Filament
i intrors



15.1.



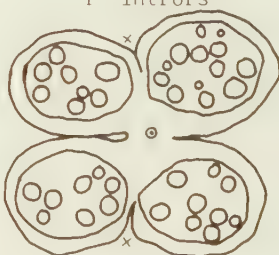
15.2.



15.3.



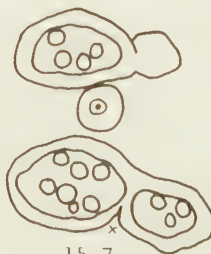
15.4.



15.5.



15.6.



15.7.



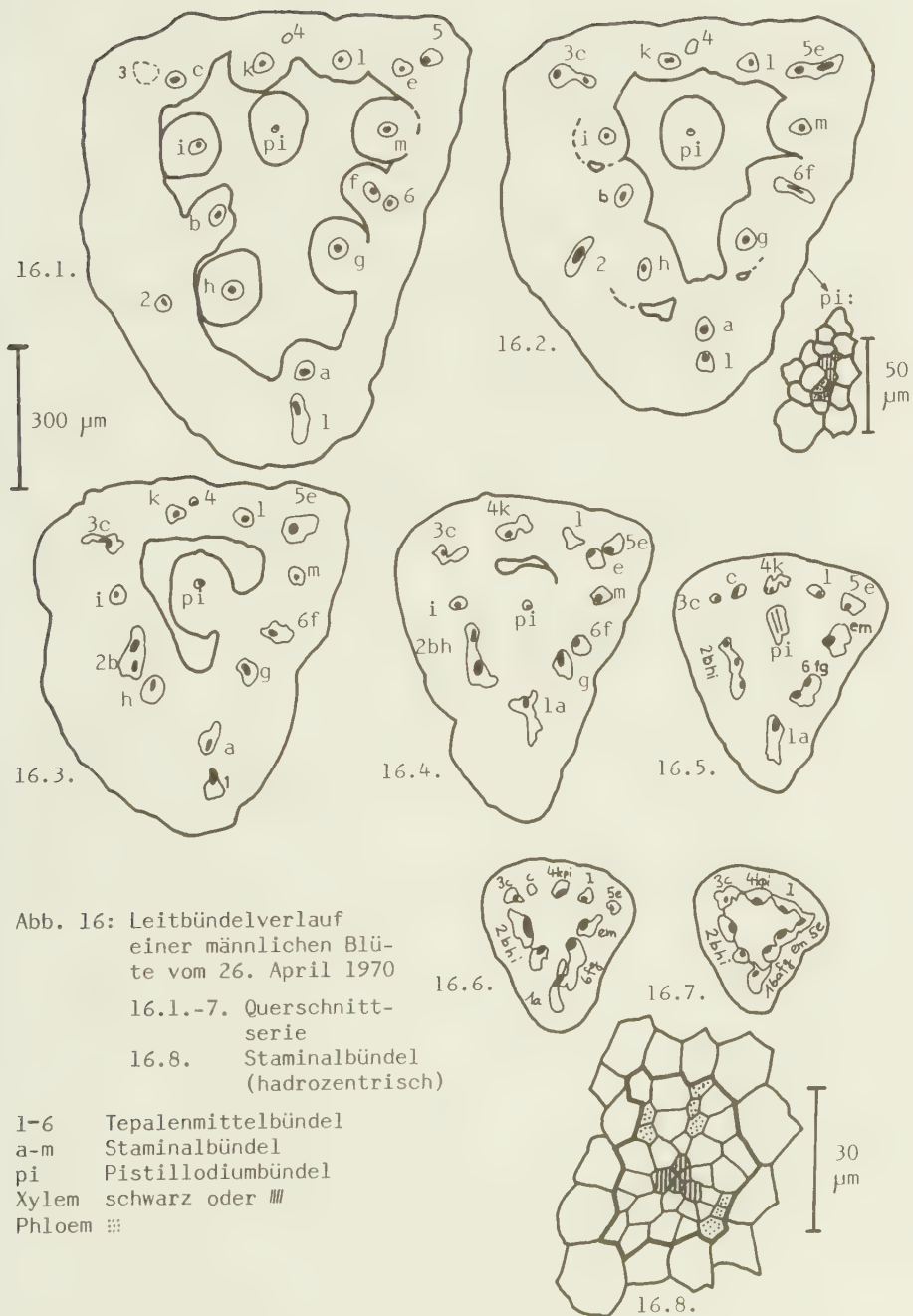
15.8.



15.9.

200
µm

Abb. 15: Querschnittserie durch ein Staubblatt vom 26. April 1970
15.1./2. Konnektivspitze (ca. 50-100 µm lang)
x Stomium (der ganzen Anthere entlang)
p Perianth
schwarz Xylem



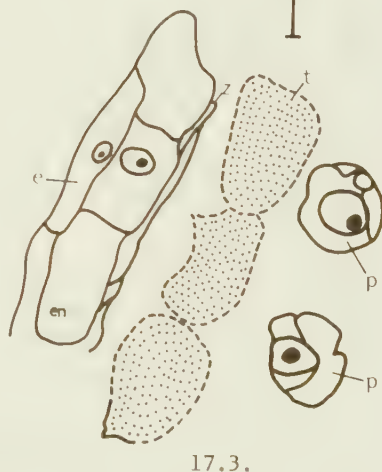
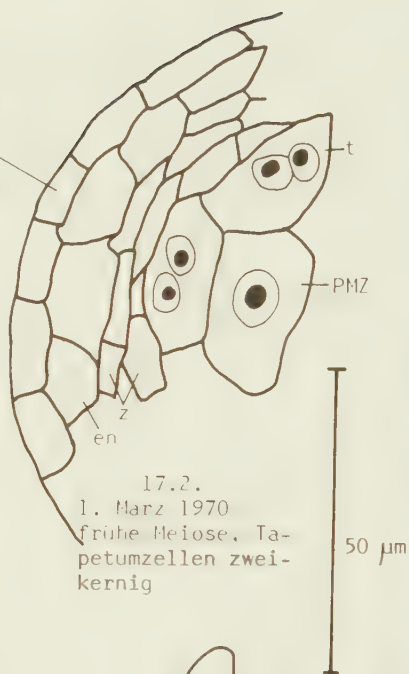
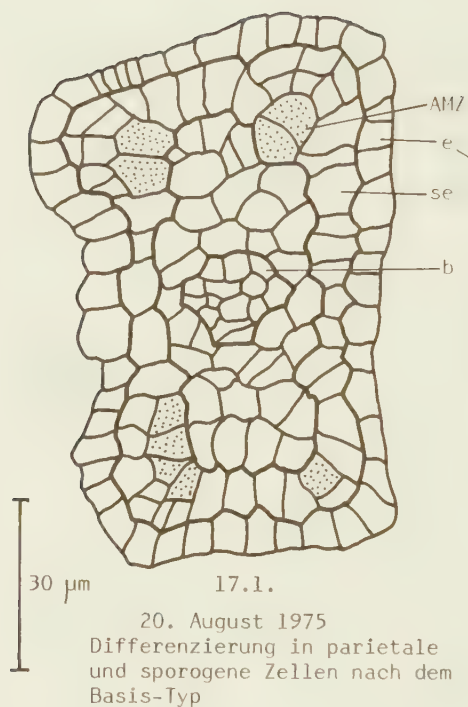
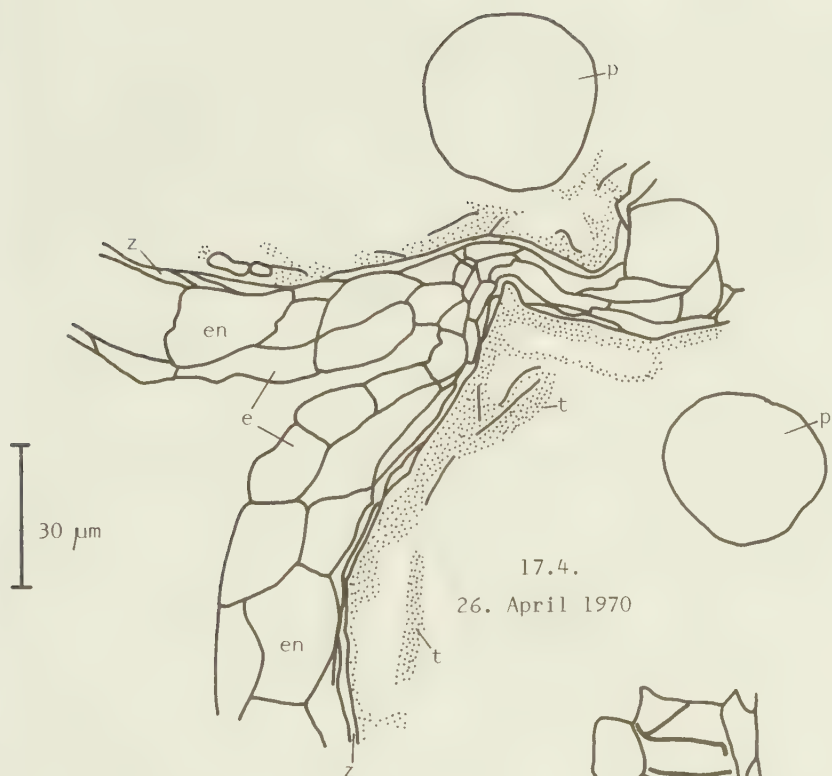


Abb. 17: Antherenwandentwicklung und Sporogenese

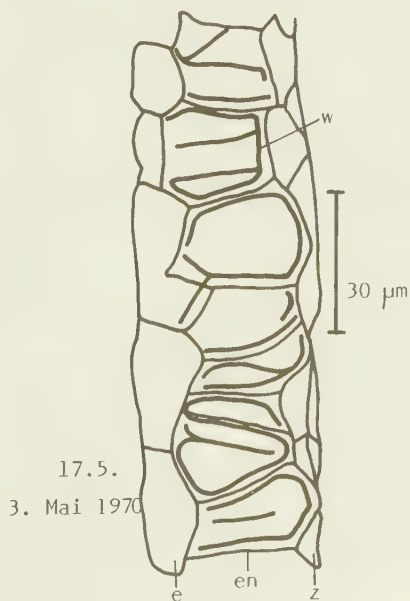
- b Staminalbündel (prokambial)
- e Epidermis
- en Endothecium
- p Pollenkorn
- se subepidermale Schicht
- t Tapetum
- w sekundäre Wandverdickungen
- z Zwischenschichten



17.4.
26. April 1970

17.4. Antherenwand im Bereich des künftigen Stomiums kleinzellig, Tapetumreste verschwindend

17.5. reife Antherenwand



17.5.
3. Mai 1970

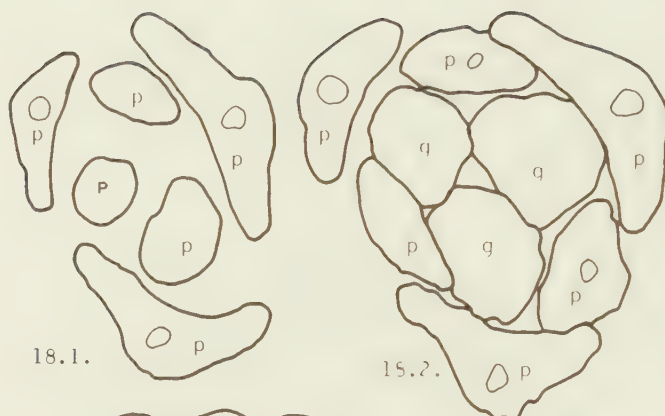
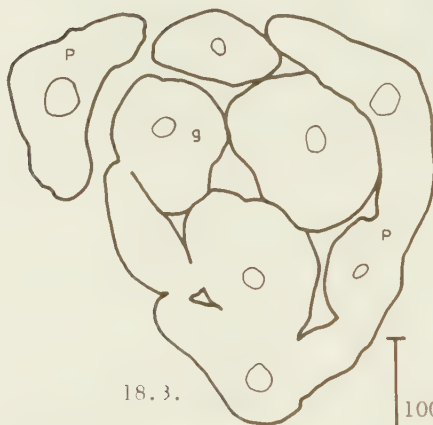


Abb. 18
Querschnittserie
durch eine weibliche Blüte vom
13. September
1969 (Leitbündel
prokambial ange-
legt)

g Gynoecium
p Perianth

18.1.

18.2.

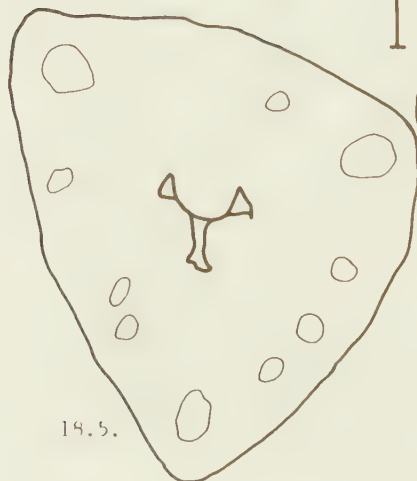


18.3.

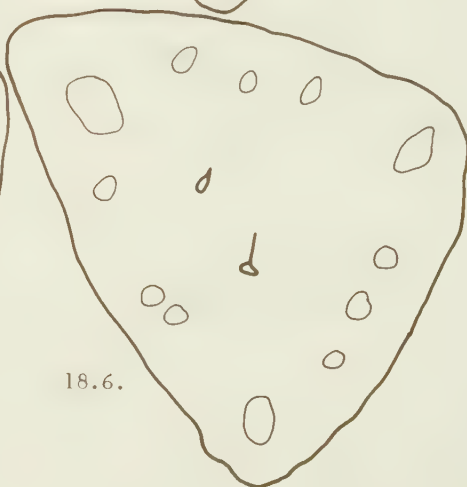
100 μ m



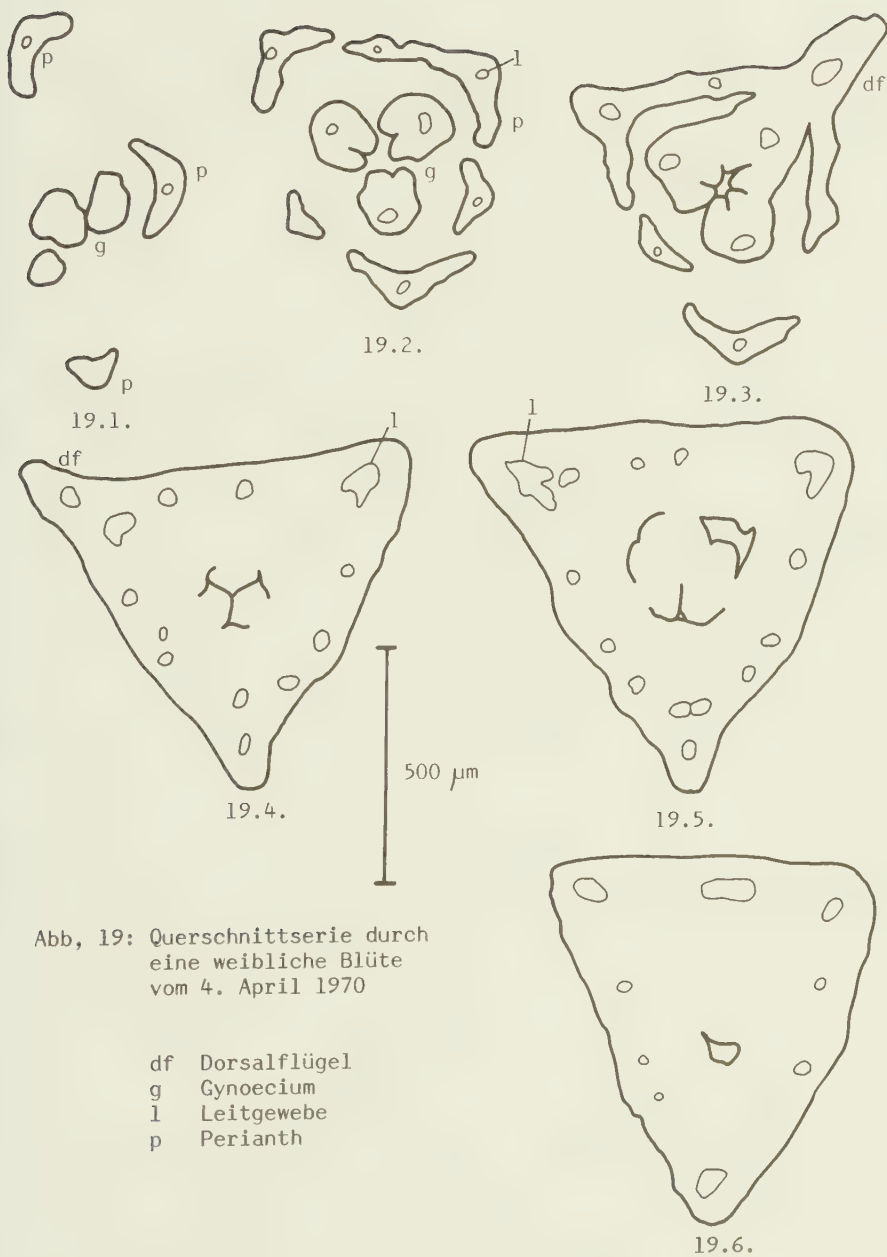
18.4.



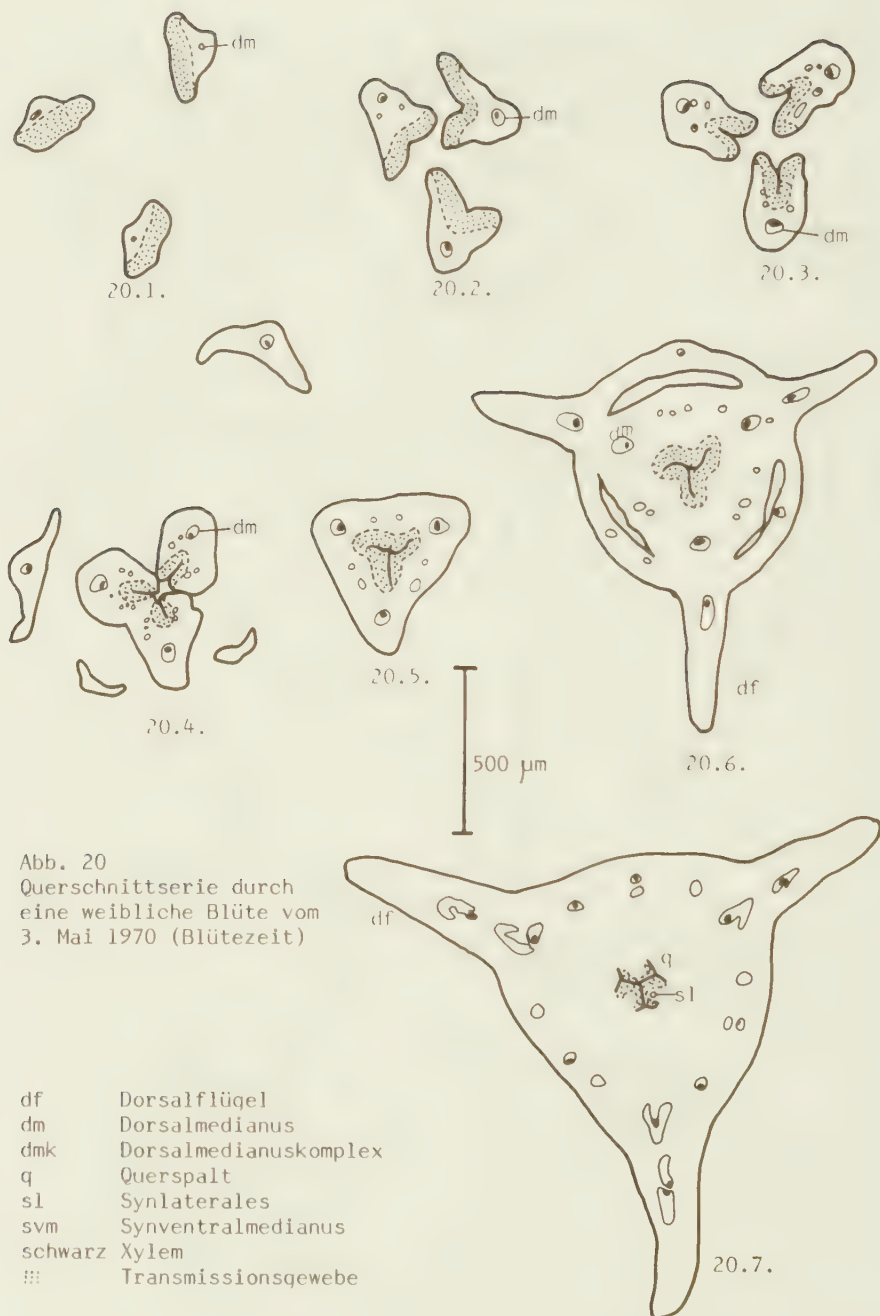
18.5.

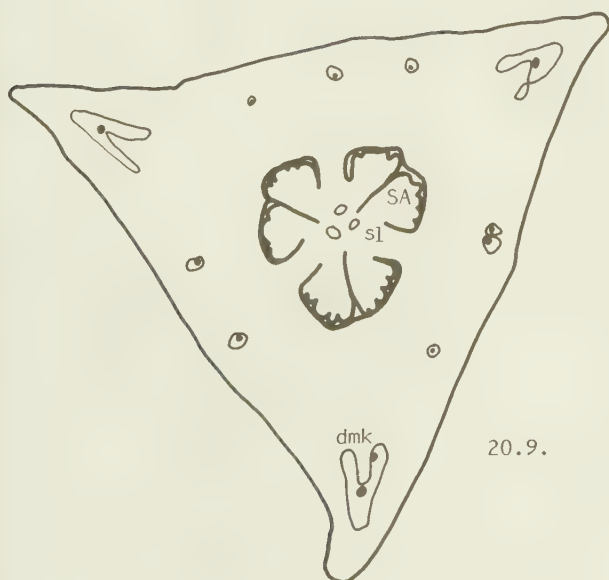
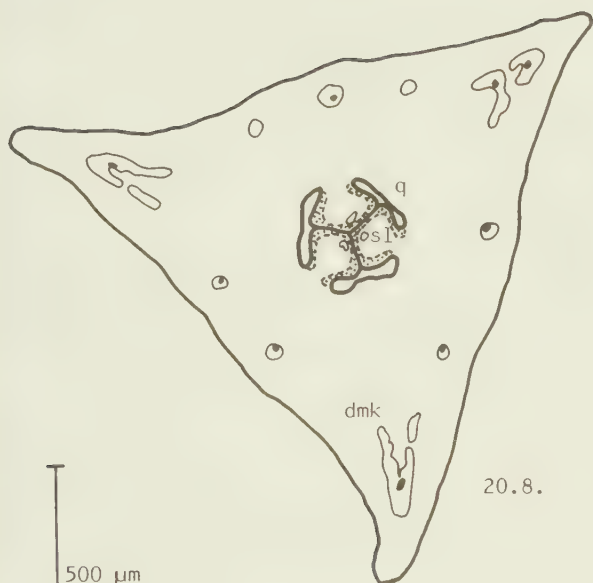


18.6.



Abb, 19: Querschnittserie durch
eine weibliche Blüte
vom 4. April 1970





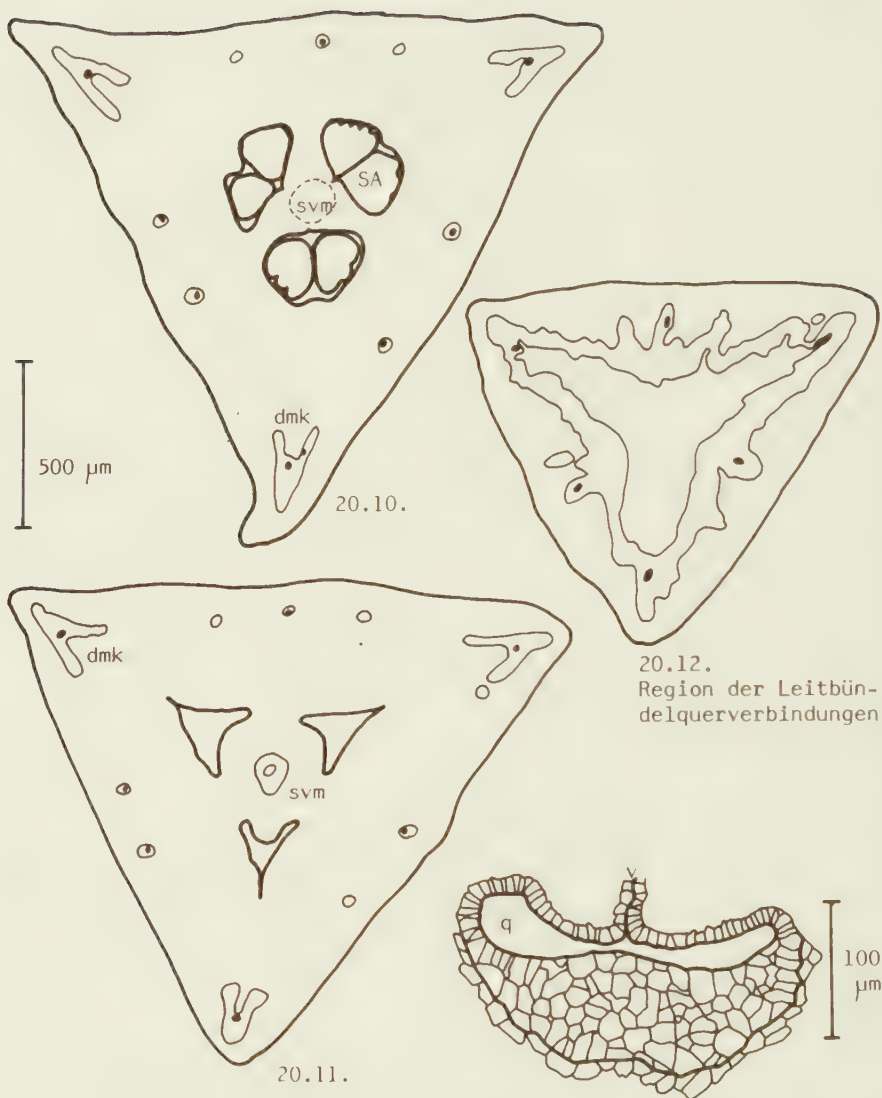
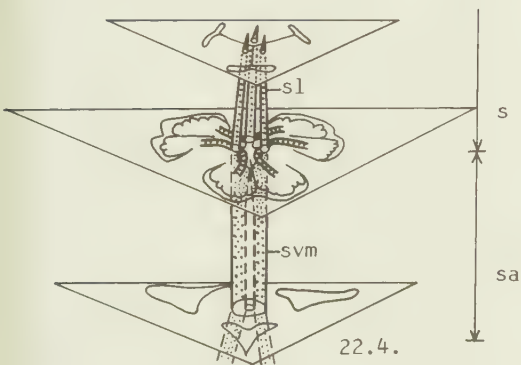


Abb. 21: 3. Mai 1970
 Perikline Aufspaltung der
 Querspaltepidermis
 q Querspalt
 v Ventralspalt

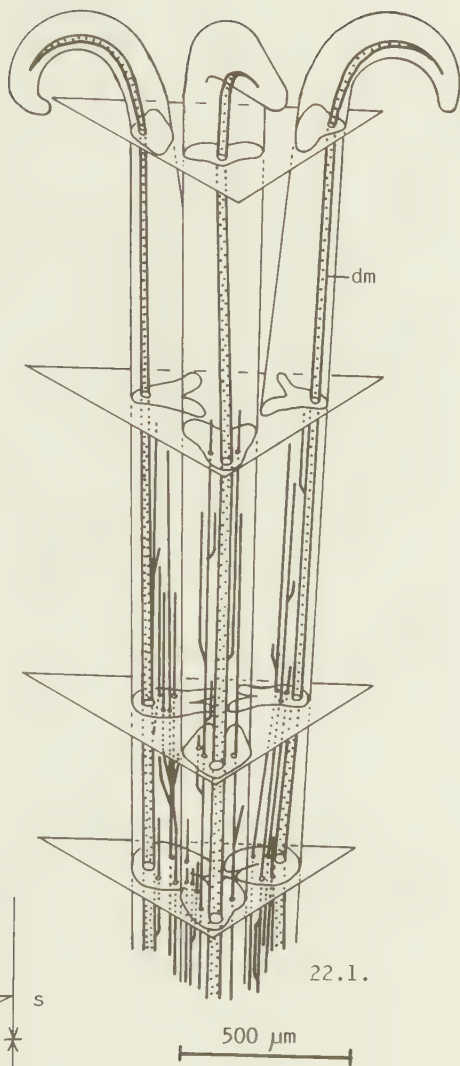
Abb. 22

Rekonstruktion eines möglichen
Leitbündelverlaufes zur Blüte-
zeit (weibliche Blüte)

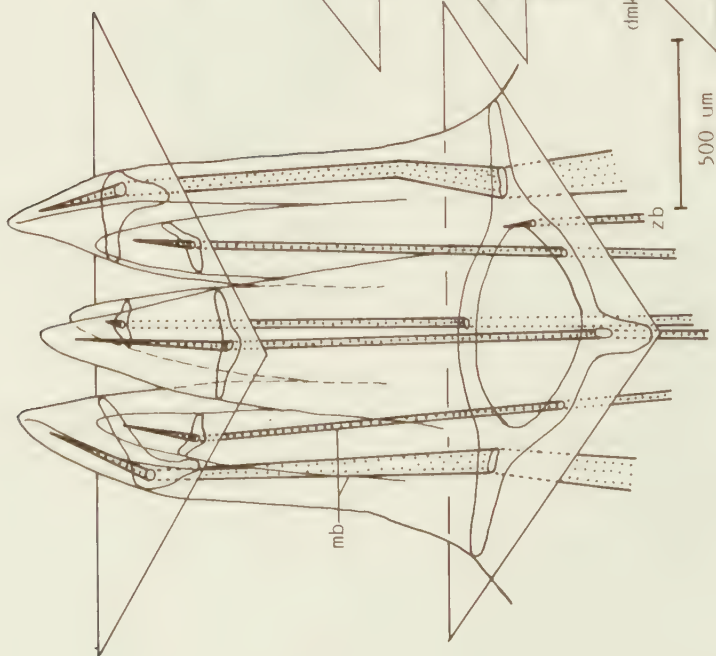
- dm Dorsalmedianus
- dmk Dorsalmedianuskomplex
- mb Mittelbündel der Tepalen
- s symplikatier Abschnitt
- sa synasziatiater Abschnitt
- sl Synlaterales
- svm Synventralmedianus
- zb Zwischenbündel



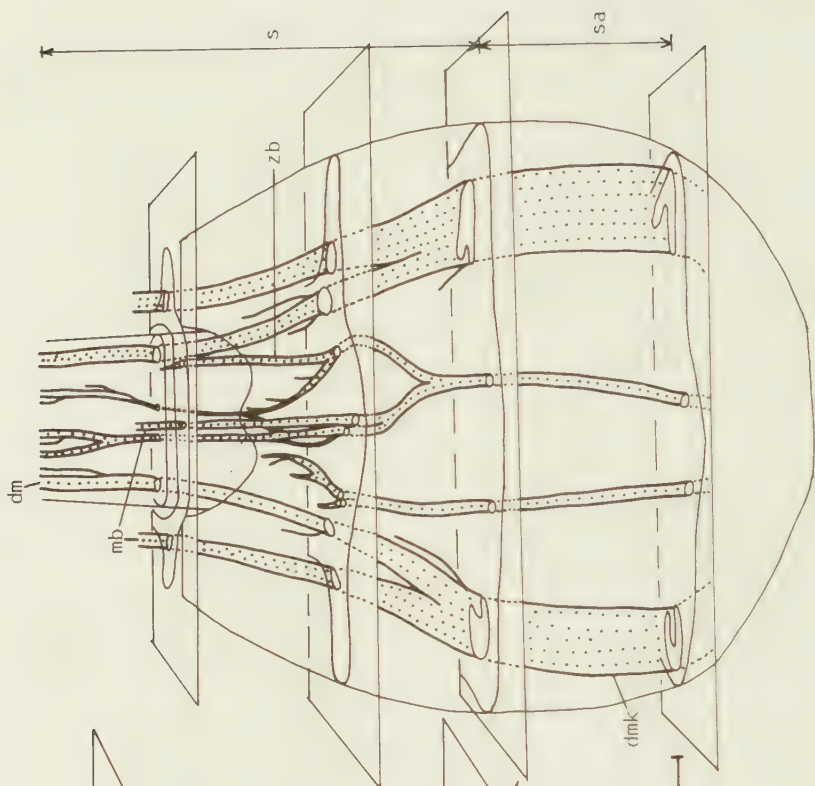
Leitbündel des Blütenzentrums



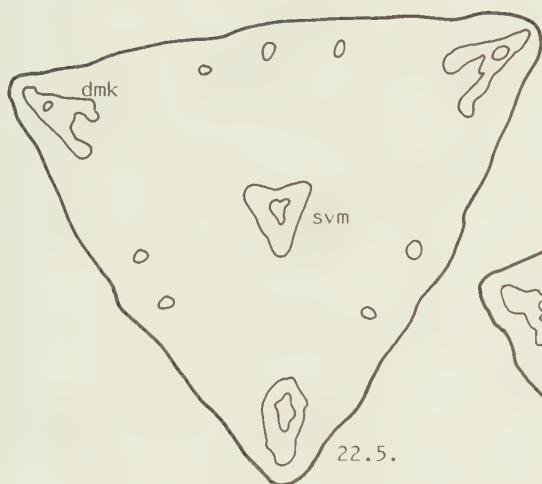
asymplikatier Abschnitt
des Gynoeciums



22.2.
Perianth

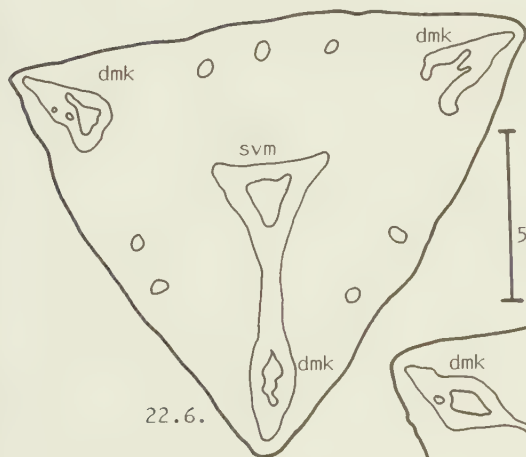


22.3.
Periphere Leitbündel einer Blütenseite



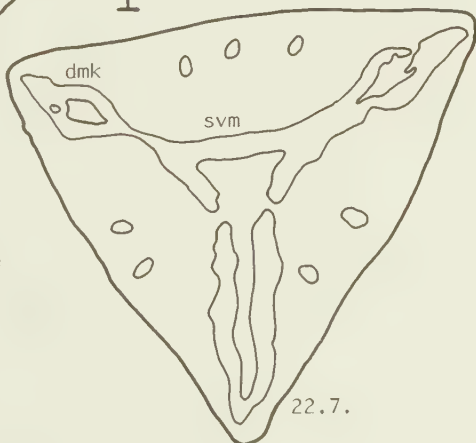
22.8.

Region der Leitbündelquerverbindungen



500
μm

22.6.



22.7.

22.5.-22.10. Querschnittserie
durch die solide Blütenbasis

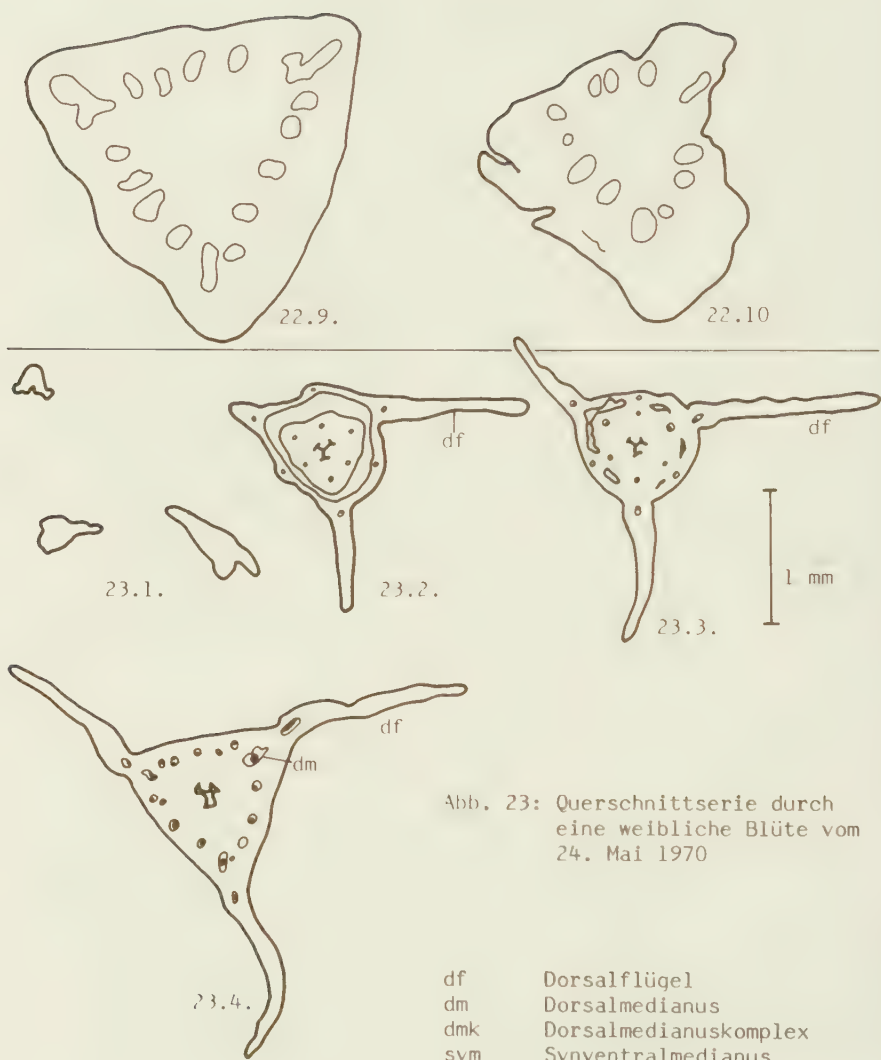
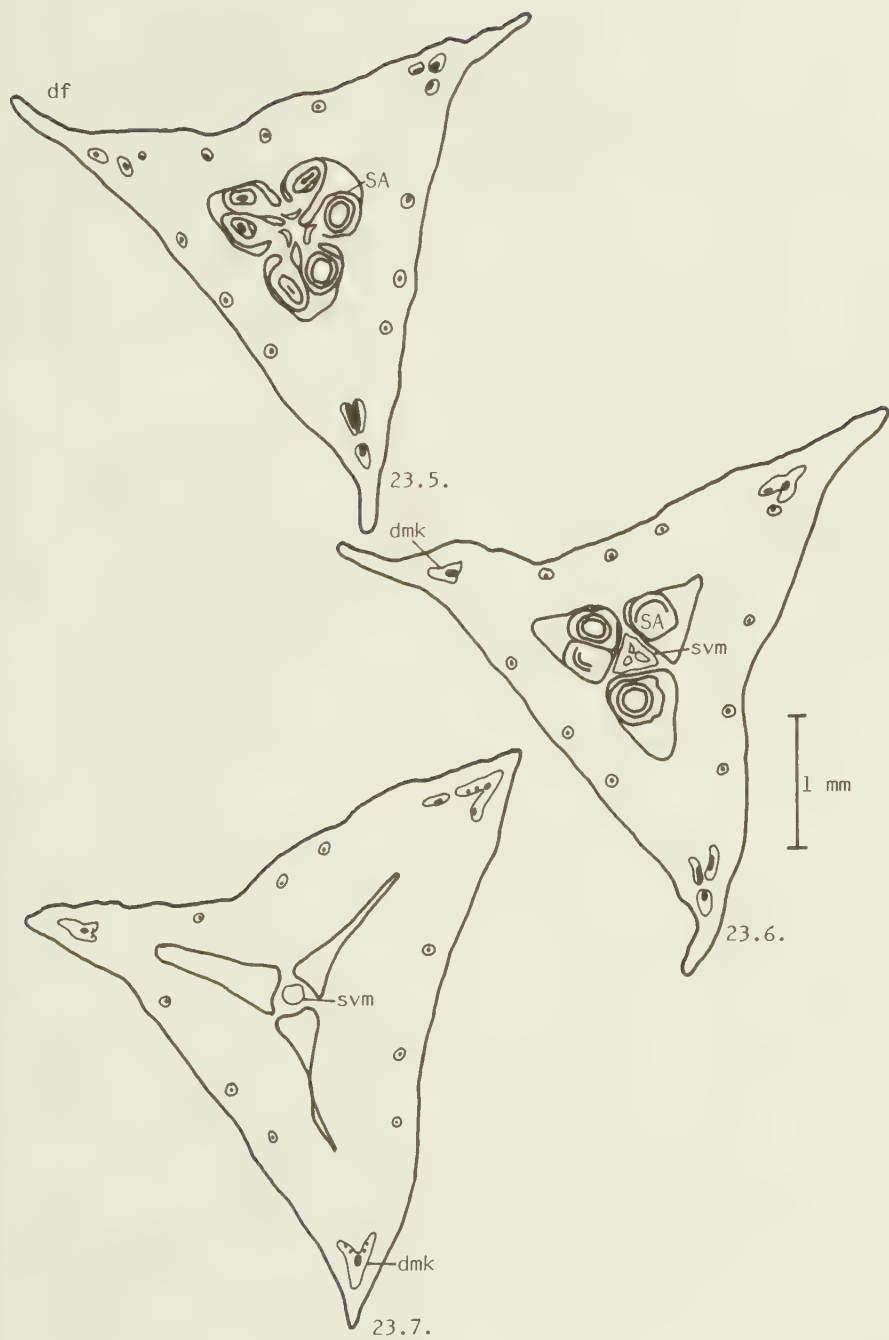


Abb. 23: Querschnittserie durch
eine weibliche Blüte vom
24. Mai 1970

df Dorsalflügel
dm Dorsalmedianus
dmk Dorsalmedianuskomplex
svm Synventralmedianus
schwarz Xylem



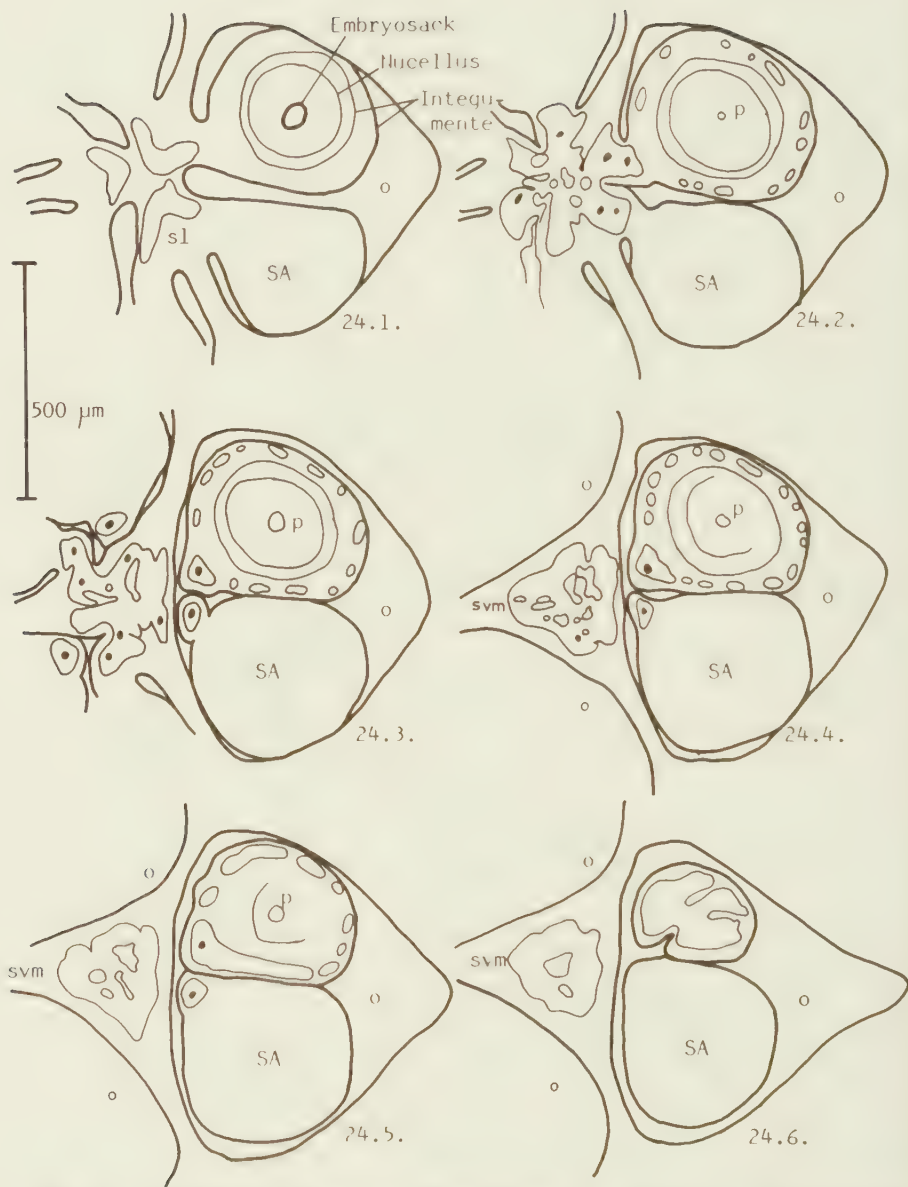


Abb. 24: Leitbündelverlauf der Samenanlage, 31. Mai 1970 (Querschnittserie)

o Ovarhöhle
p prokambialer Strang
im Nucellus

sl Synlaterales
svm Synventralmedianus
schwarz Xylem

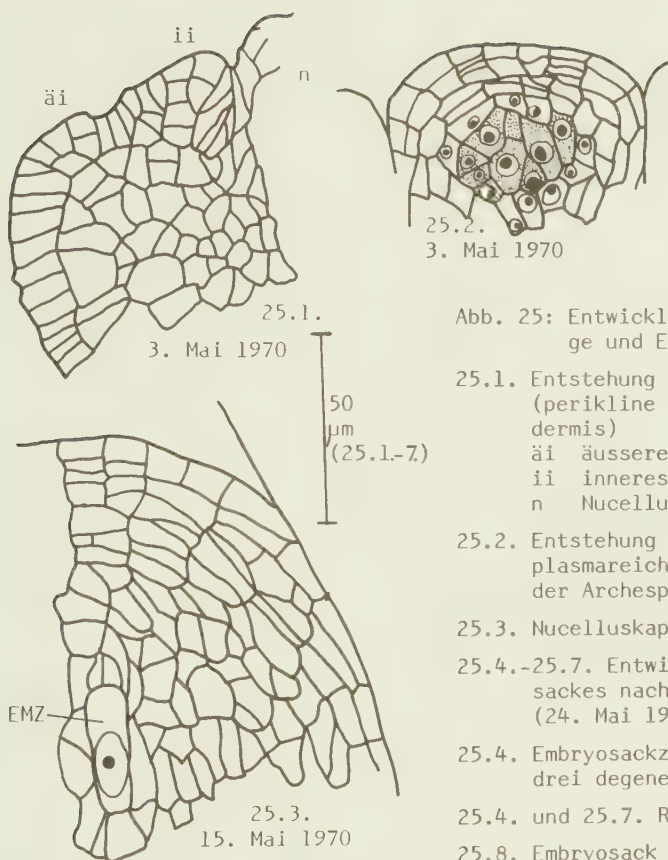


Abb. 25: Entwicklung von Samenanlage und Embryosack

25.1. Entstehung der Integumente (perikline Teilungen der Epidermis)
 ai äusseres Integument
 ii inneres Integument
 n Nucellus

25.2. Entstehung der Nucelluskappe, plasmareiche Zellen im Bereich der Archesporozelle

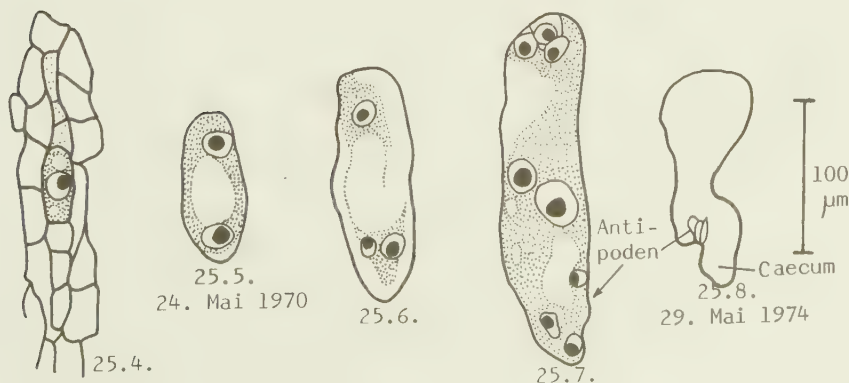
25.3. Nucelluskappe, EMZ

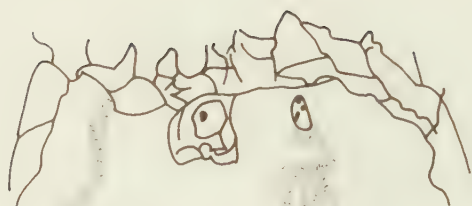
25.4.-25.7. Entwicklung des Embryosackes nach dem Polygonum-Typ (24. Mai 1970)

25.4. Embryosackzelle, darüber drei degenerierende Sporen

25.4. und 25.7. Rekonstruktionen

25.8. Embryosack





26.1.
13. Juni 1974

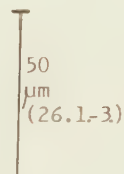


Abb. 26: Entwicklung des Embryos

26.1. Zygote, nukleäres Endosperm



26.2. Embryo im Kugelstadium, Endosperm zellulär

26.3. Embryo vor der Bildung der Kotyledonen

26.2.
26. Juni 1974



26.3. 5. Juli 1974



Kotyledonen

26.4. 17. Juli 1974

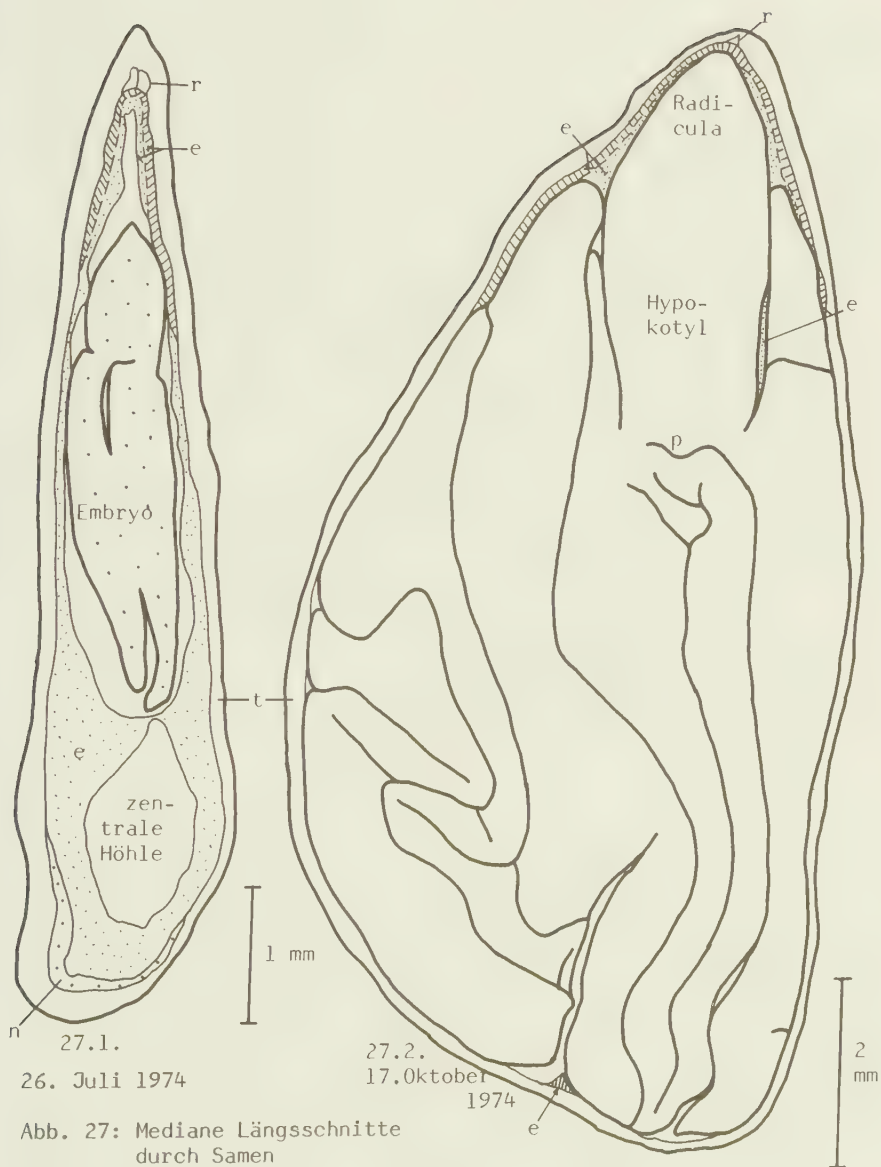


Abb. 27: Mediane Längsschnitte durch Samen

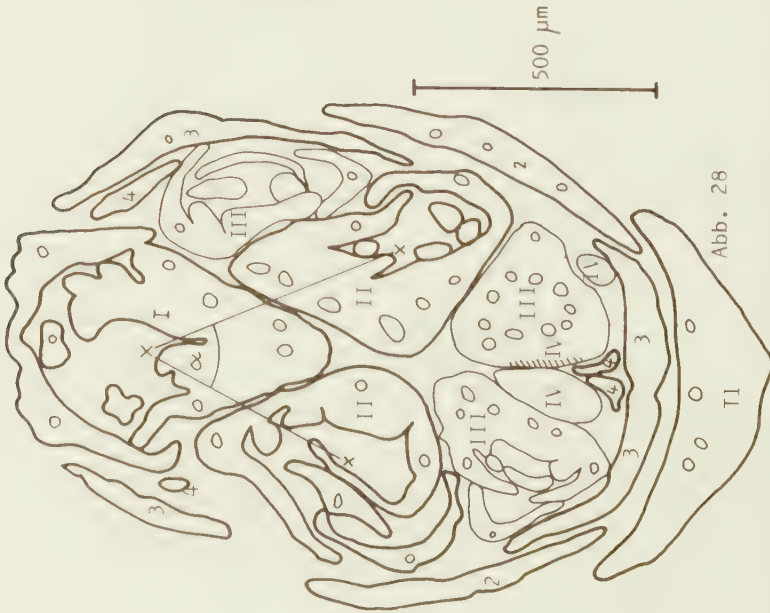
e Endosperm (verschieden differenziert)

n Nucellusreste

p Plumula

r Reste des inneren Integumentes

t Testa



Querschnitt durch eine normale männliche PI vom 25. Mai 1977
Dichasialwinkel $\alpha \rightarrow$ etwa 50°



Querschnitt durch eine männliche Übergangs-PI vom 14. Juni 1977
Dichasialwinkel $\alpha \rightarrow$ etwa 115°
/// reduzierte Cupula (zusätzlich zahlreiche Schuppen)

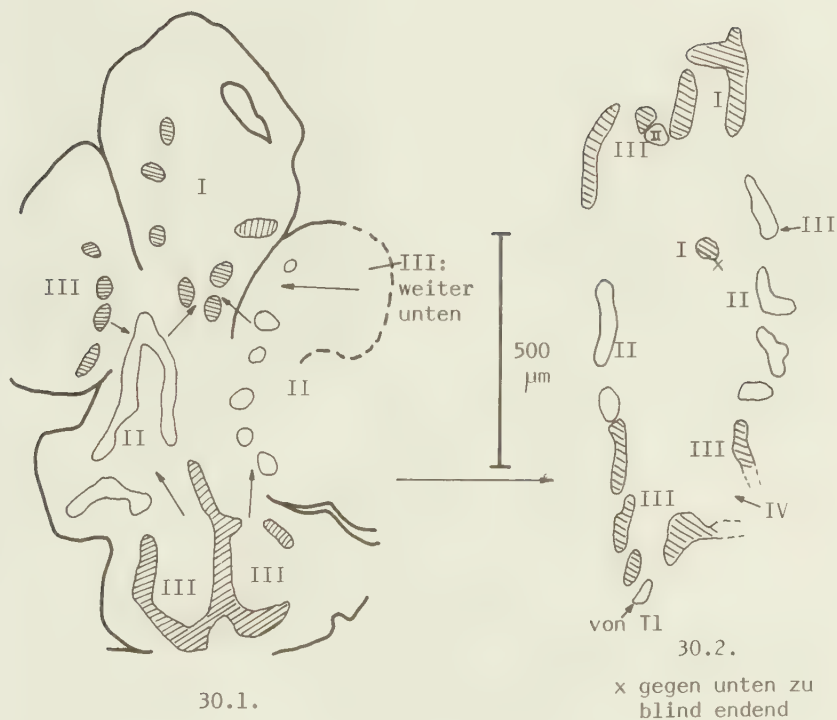
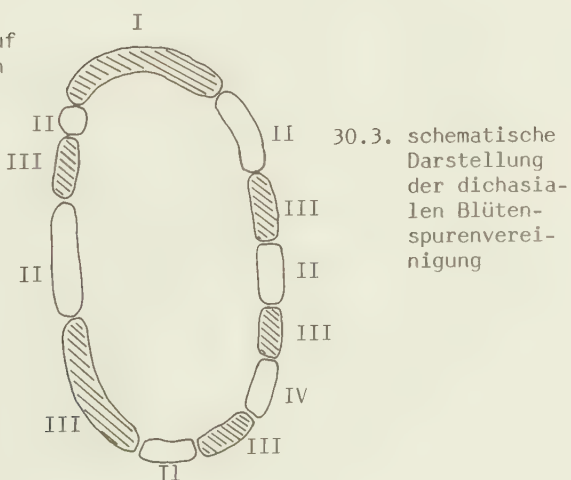
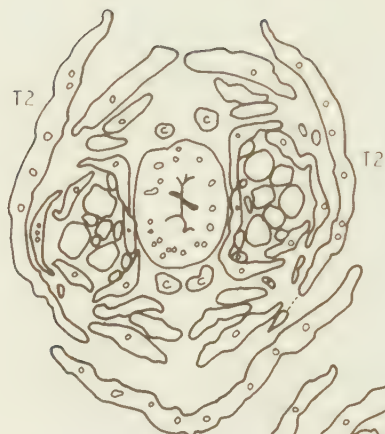


Abb. 30: 25. Mai 1977
Leitbündelverlauf
einer männlichen
PI





31.1.



31.2.

Dichasialwinkel α : ca. 165°

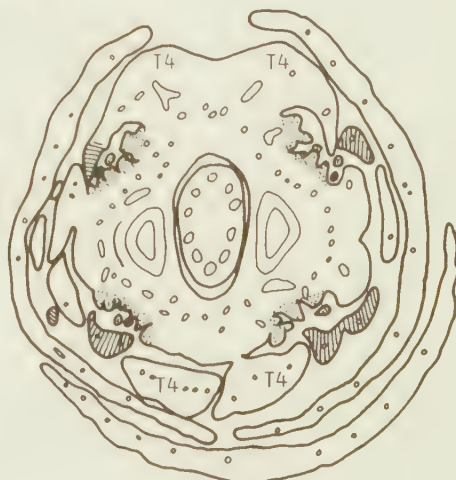
1 mm



31.3.



31.4.



31.5.

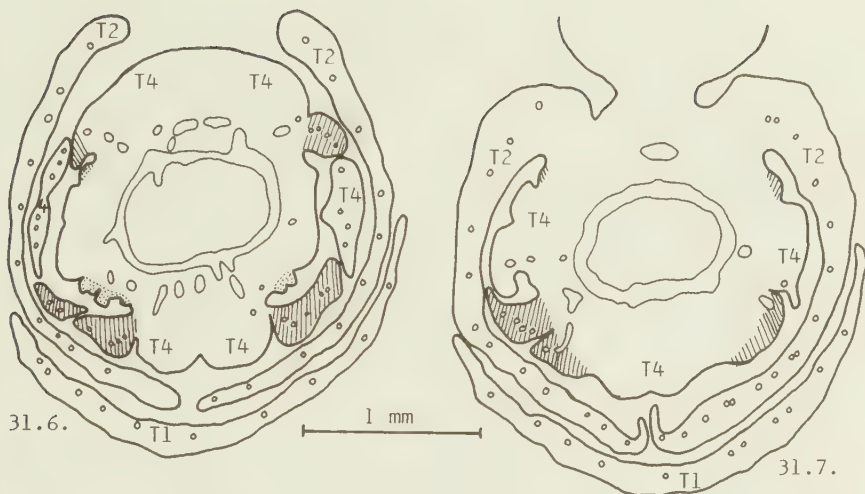


Abb. 31: Querschnittserie durch eine weibliche PI vom 14. Juni 1977
 c Cupularapices
 /// T3
 :: Stachelanlagen

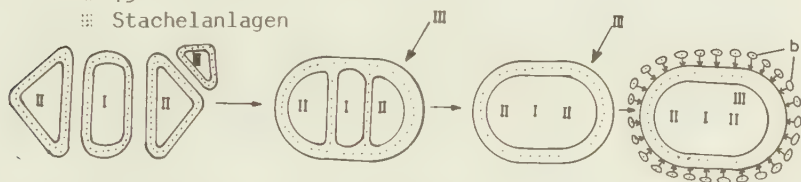


Abb. 32: Schematische Darstellung der Leitbündelzusammenschlüsse in der Basis einer weiblichen PI
 b Cupularbündel

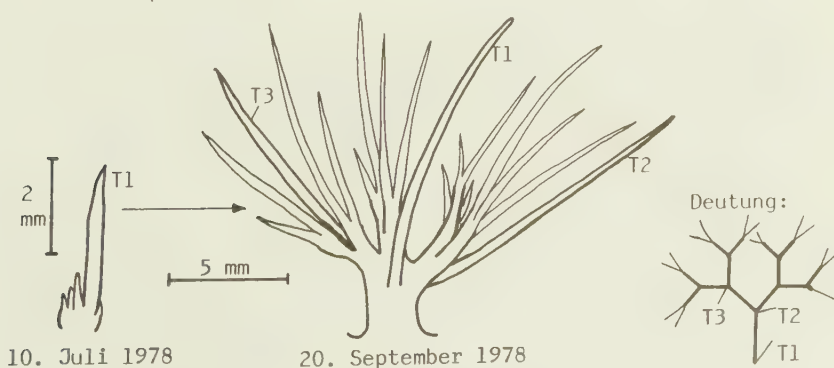


Abb. 33: Entwicklung der Stachelgruppen

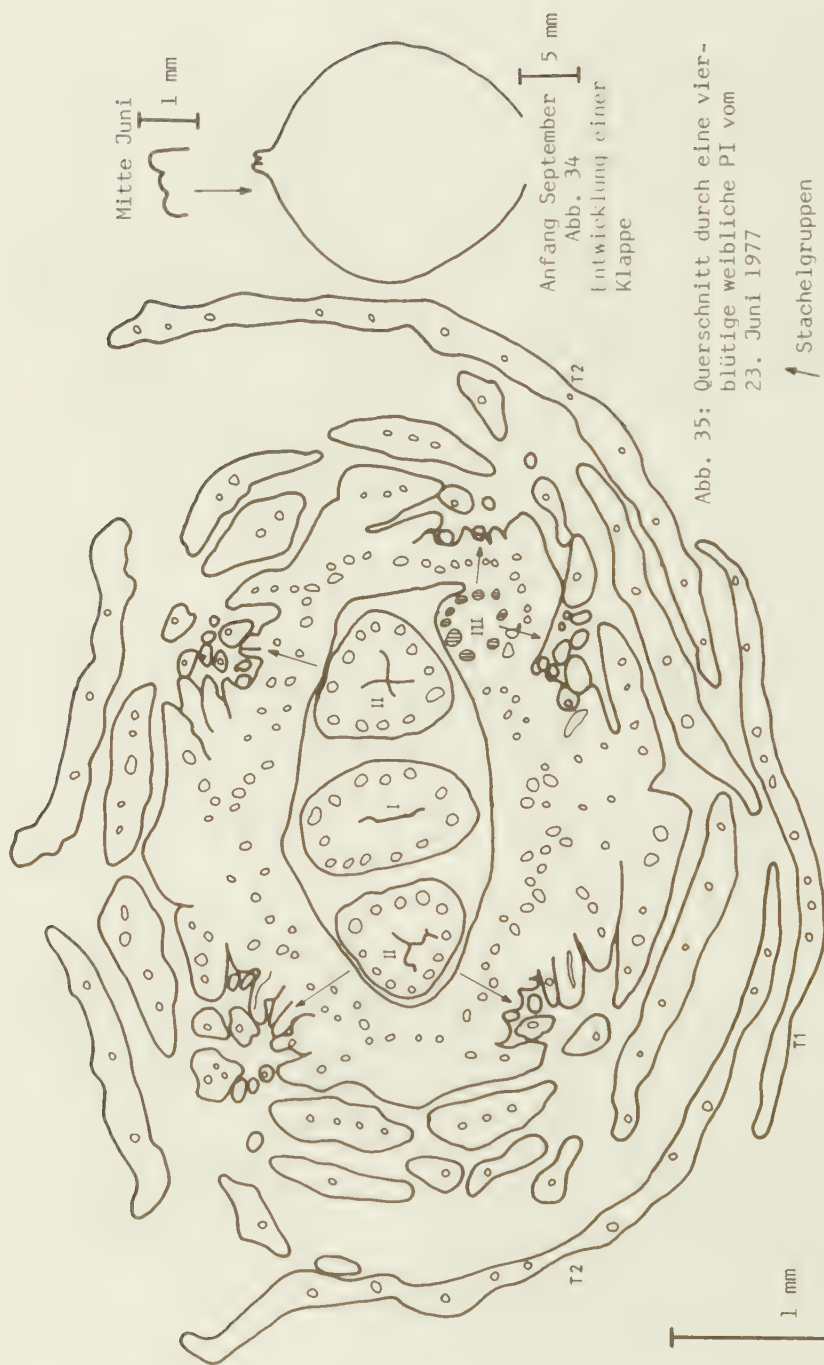


Abb. 35: Querschnitt durch eine vierblütige weibliche PI vom 23. Juni 1977

↑ Stachelgruppen

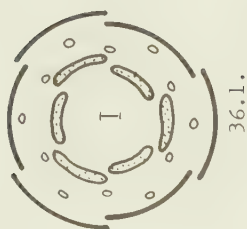


Abb. 37
Querschnittserie durch eine männliche
Blüte (I) vom 5. Juli 1976

p Perianth
pi Pistillodium
schwarz Xylem

Abb. 36
Diagramme von
zwei männlichen
Blüten

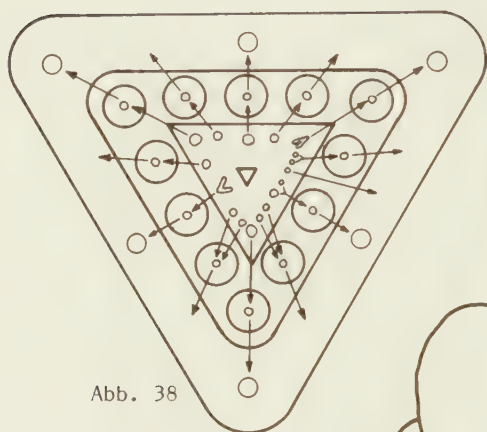


Abb. 38

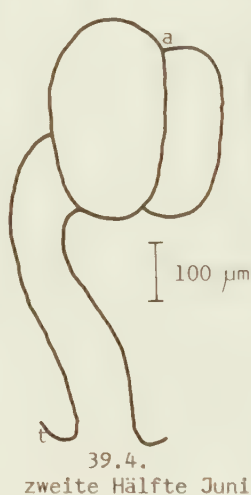
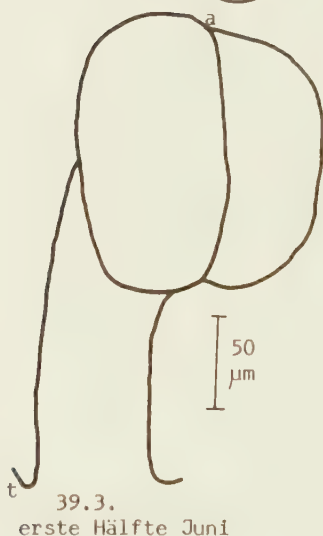
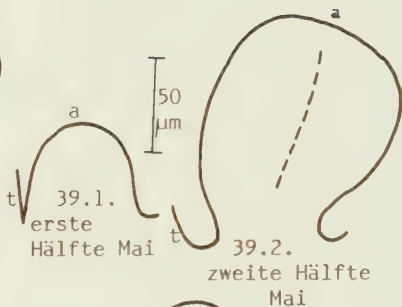


Abb. 38: Schema der Leitbündelzusammenschlüsse in der Basis einer männlichen Blüte I (Blütezeit)

Abb. 39: Schema der Staubblattentwicklung (Anlage intrors)
39.6. Öffnung der Blütenknospe

a Apex des Stamens
t Tepalenansatz

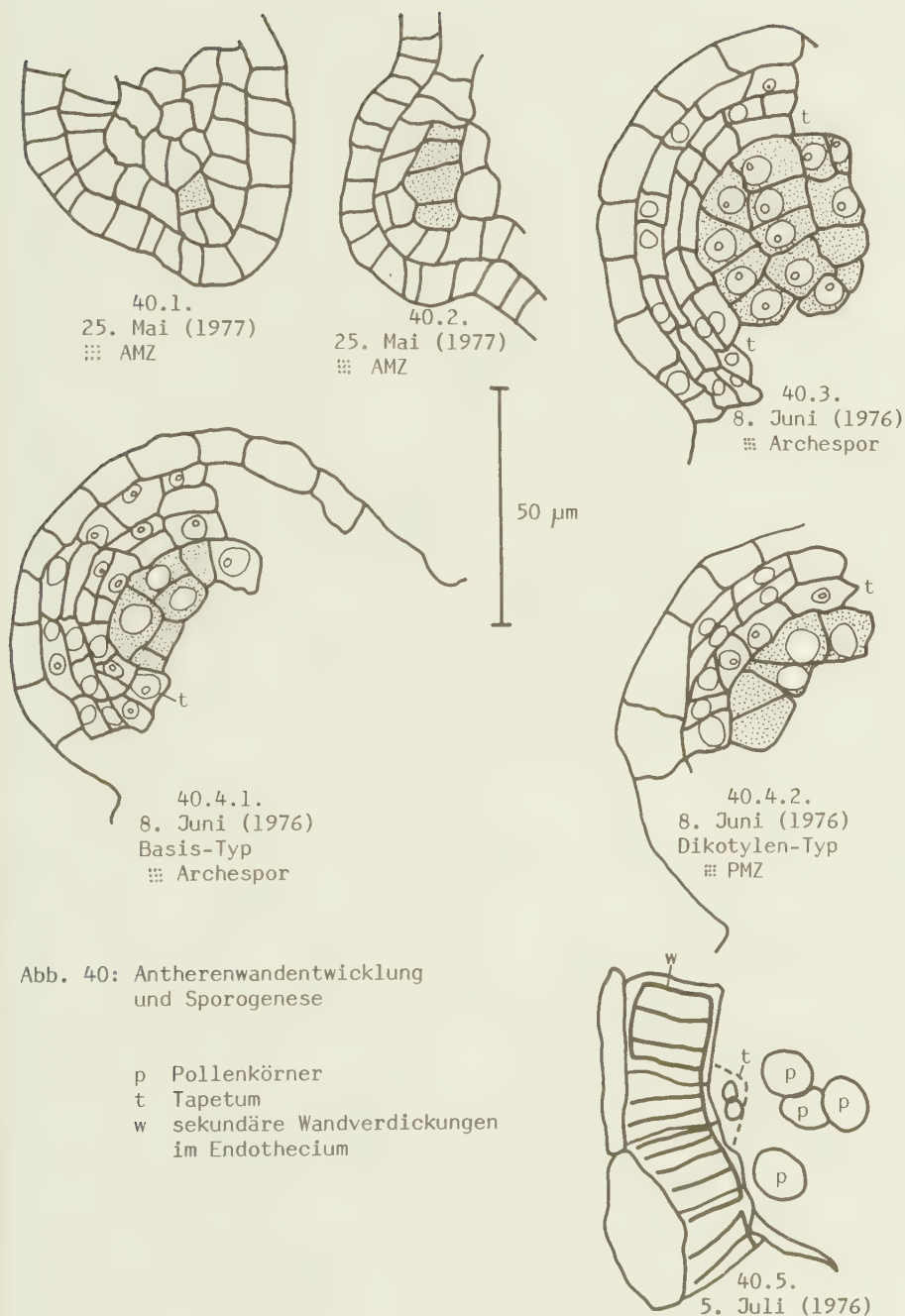


Abb. 40: Antherenwandentwicklung
und Sporogenese

p Pollenkörner
t Tapetum
w sekundäre Wandverdickungen
im Endothecium

Abb. 41
Querschnittserie
durch eine weib-
liche Blüte (II)
vom 21. Juni 1977
(Anthese)

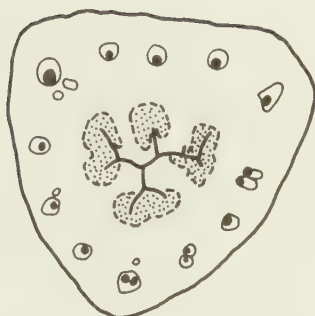


Diagramm

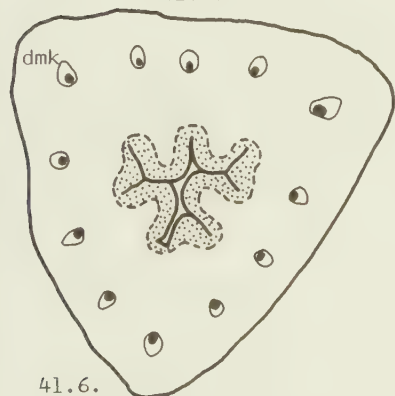
- | | |
|---------|-----------------------|
| dm | Dorsalmedianus |
| dmk | Dorsalmedianuskomplex |
| g | Gynoecium |
| p | Perianth |
| sto | Staminodien |
| ⋮ | Transmissionsgewebe |
| schwarz | Xylem |



41.4.

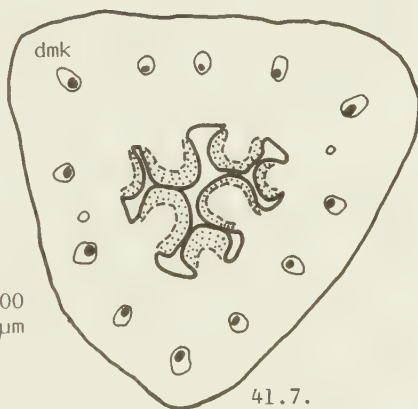


41.5.

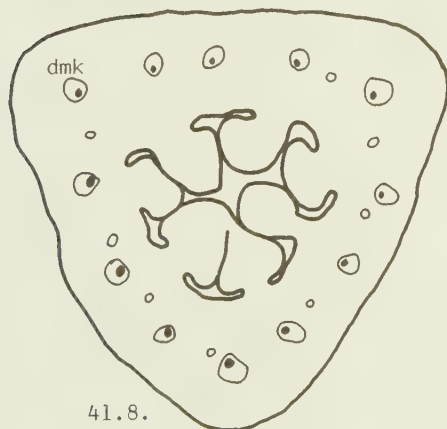


41.6.

500
μm

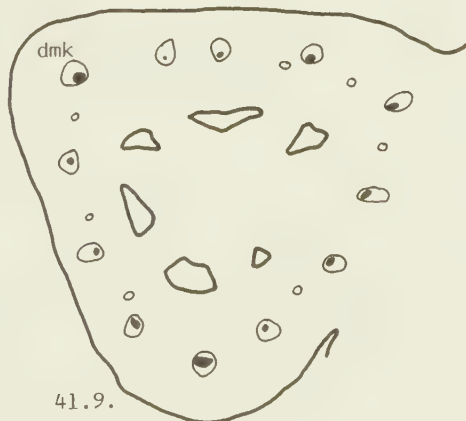


41.7.



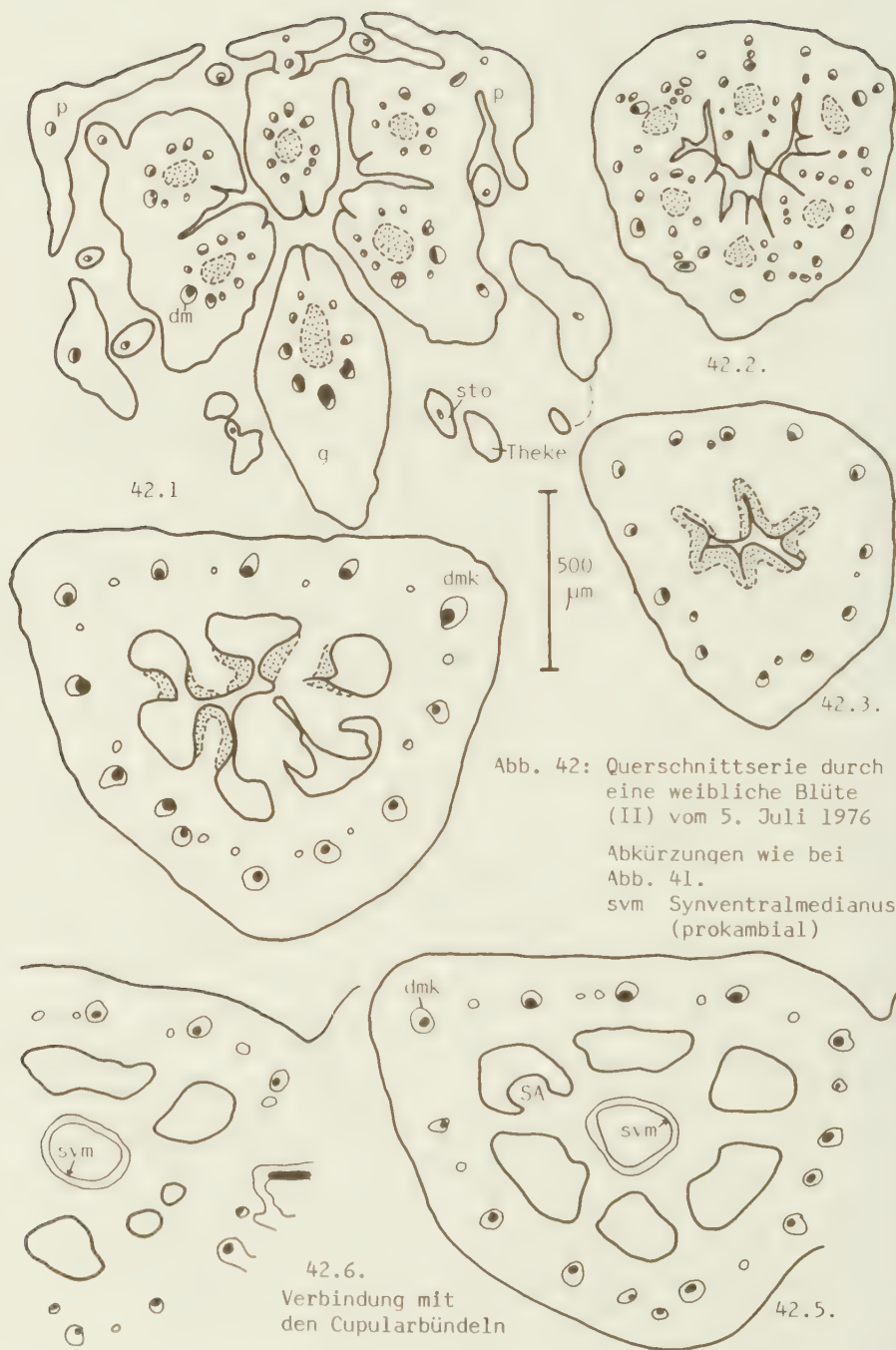
41.8.

Samenanlagen noch wenig
weit entwickelt



41.9.

Verwachsung mit der Cupula



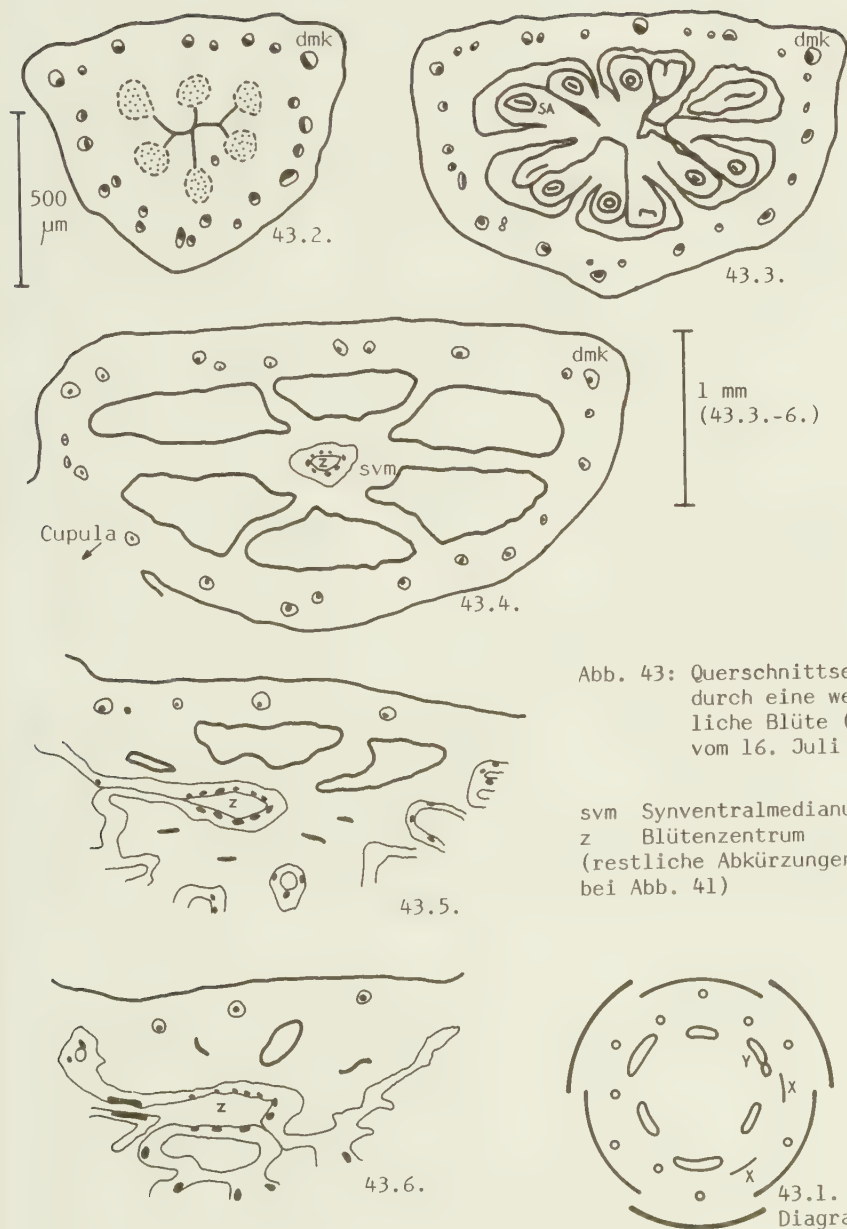


Abb. 43: Querschnittserie durch eine weibliche Blüte (II) vom 16. Juli 1976

svm Synventralmedianus
z Blütenzentrum
(restliche Abkürzungen wie bei Abb. 41)

x schuppenartige Staminodien
y Griffelast oben zweiteilig

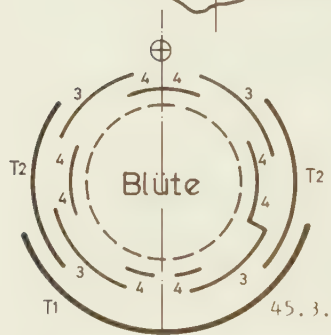
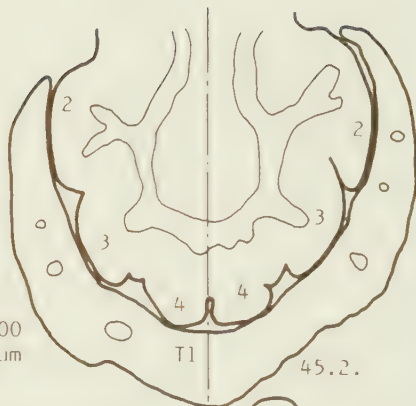
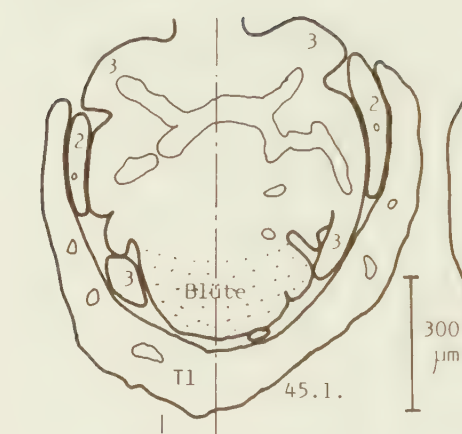
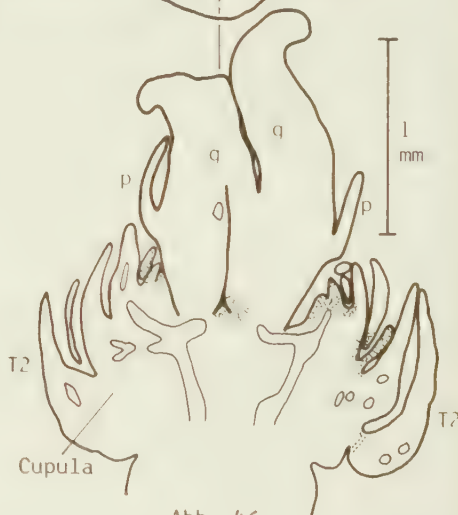


Diagramm (basale Schuppen)

Querschnittserie durch
eine Cupula vom 10. Mai 1970:
Abb. 45



Längsschnitt durch eine weibliche
Blüte mit Cupula vom 28. Mai 1970.
Akropetale Differenzierung der
Cupularanhängsel.

g Gynoecium
p Perianth

meristematisch



Verschiedene Tragblätter von weiblichen Blüten (T1)

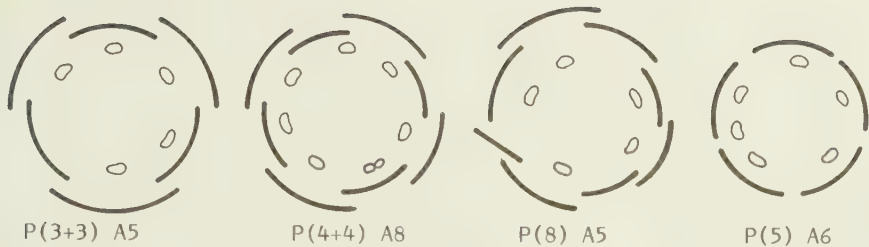


Abb. 47: Diagramme von männlichen Blüten

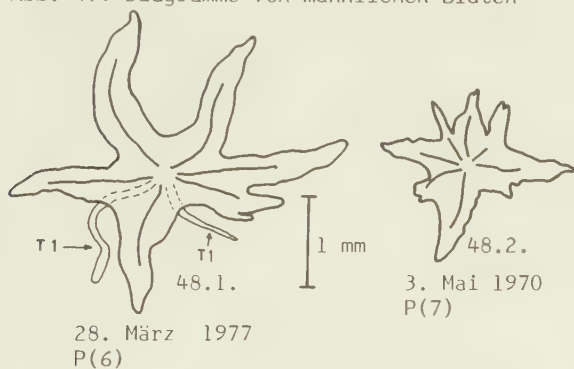


Abb. 48: Perianth männlicher Blüten mit Leitbündeln

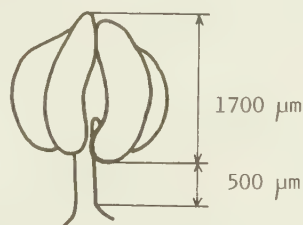


Abb. 49: Stamen vom 28. Mai 1970

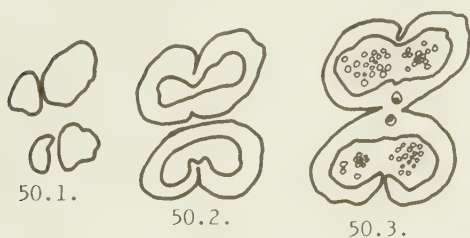


Abb. 50
Querschnittserie durch ein Stamen vom 15. Mai 1970 (Anthese), Länge: 1200 µm, H-förmigkeit schwarz Xylem



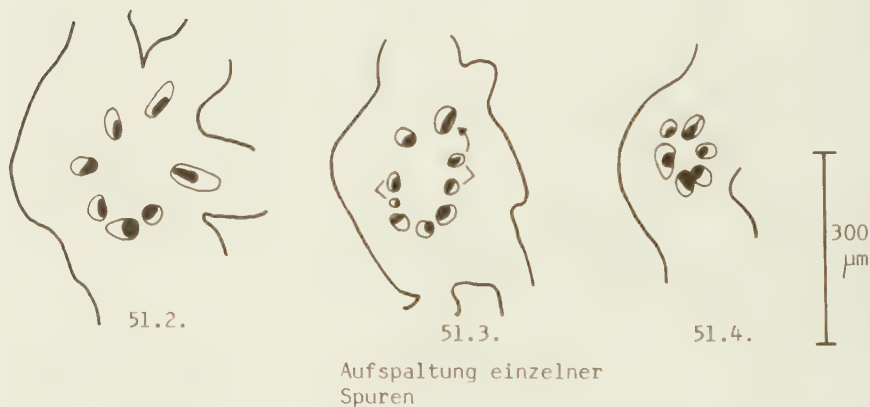
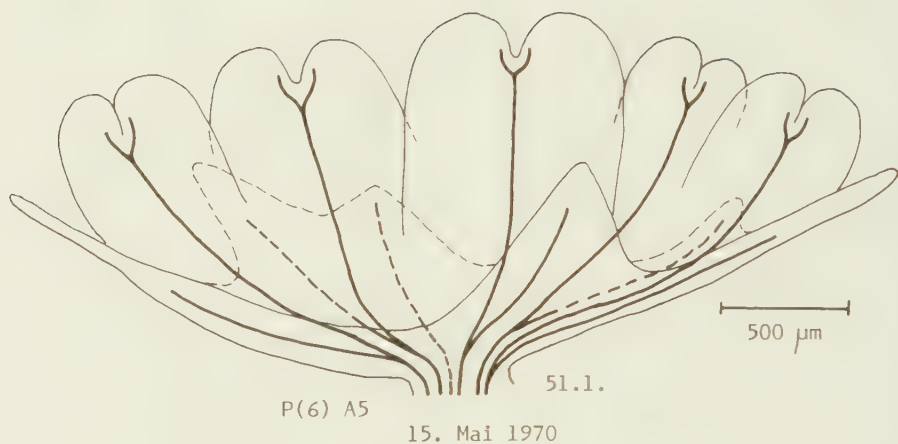
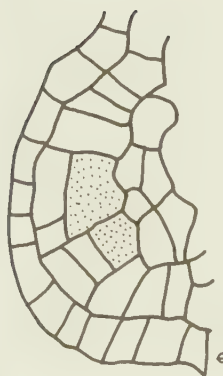


Abb. 51: Leitbündelverlauf der männlichen Blüte

51.1. räumliche Darstellung

51.2.-6. Querschnittserie durch eine Blütenbasis vom 28. März 1977 (Blüte: 7 Stamina)

schwarz Xylem



52.1.

30. August (1969)

⦿ AMZ

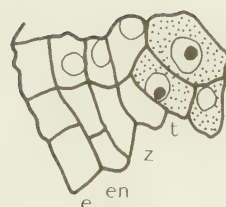


52.2.

30. August (1969)

Dikotylen-Typ

⦿ Archespor



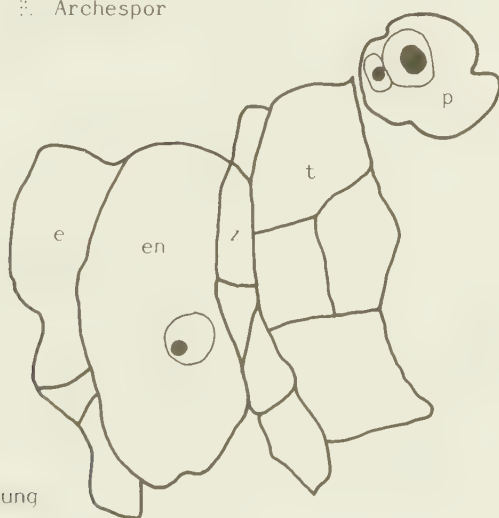
52.3.

21. September
(1976)

⦿ Archespor



30
μm



52.4.

28. März (1977)

Abb. 52: Antherenwandentwicklung
und Sporogenese

e Epidermis
en Endothecium
p Pollenkorn
t Tapetum
z Zwischenschicht



Abb. 53: Querschnittserie durch eine junge weibliche Blüte mit Cupula vom 10. Mai 1970
P(7) G(3), alle Leitbündel prokambial

c Cupularanhängsel
g Gynoecium
p Perianth
::: Transmissionsgewebe



Abb. 54
Querschnittserie durch eine weibliche Blüte vom 15. Mai 1970 (Anthese), P(10) G(3)

Abkürzungen wie in Abb. 53
schwarz Xylem

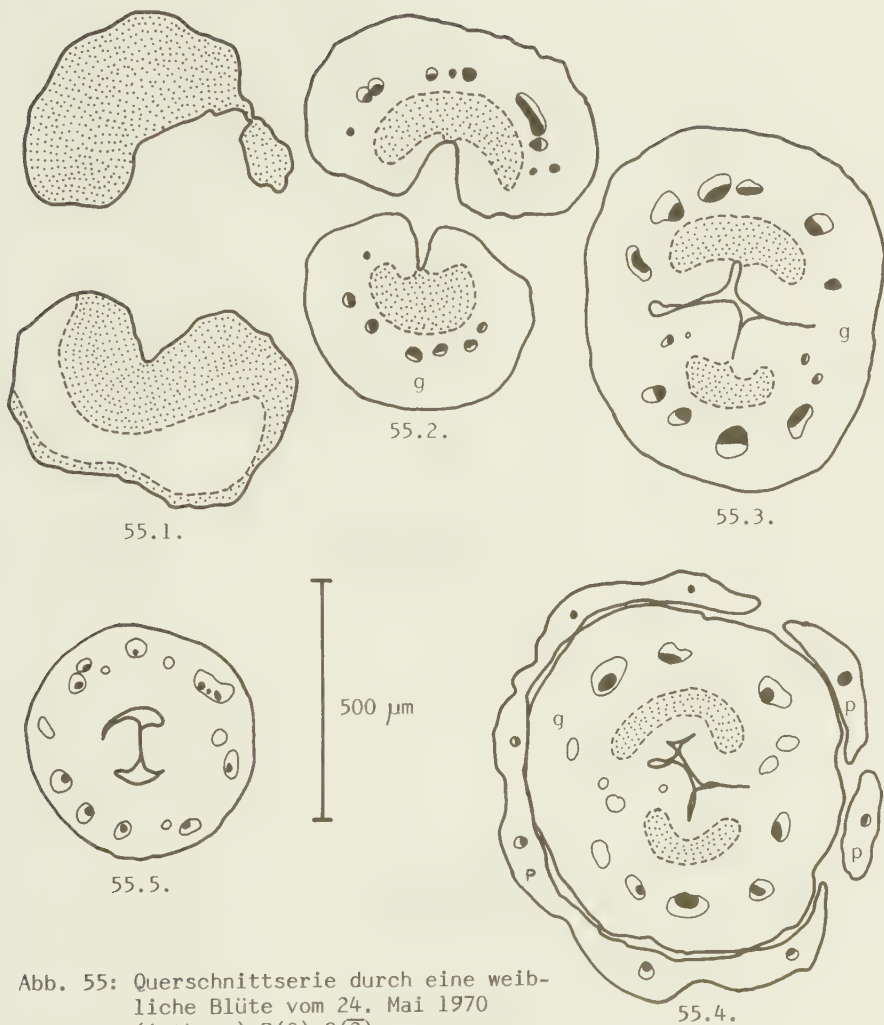


Abb. 55: Querschnittserie durch eine weibliche Blüte vom 24. Mai 1970 (Anthese), P(8) G(2)

Abkürzungen wie in Abb. 53/54

Abb. 56
Leitbündelverlauf auf einer
weiblichen Blüte vom
1. Juni 1977

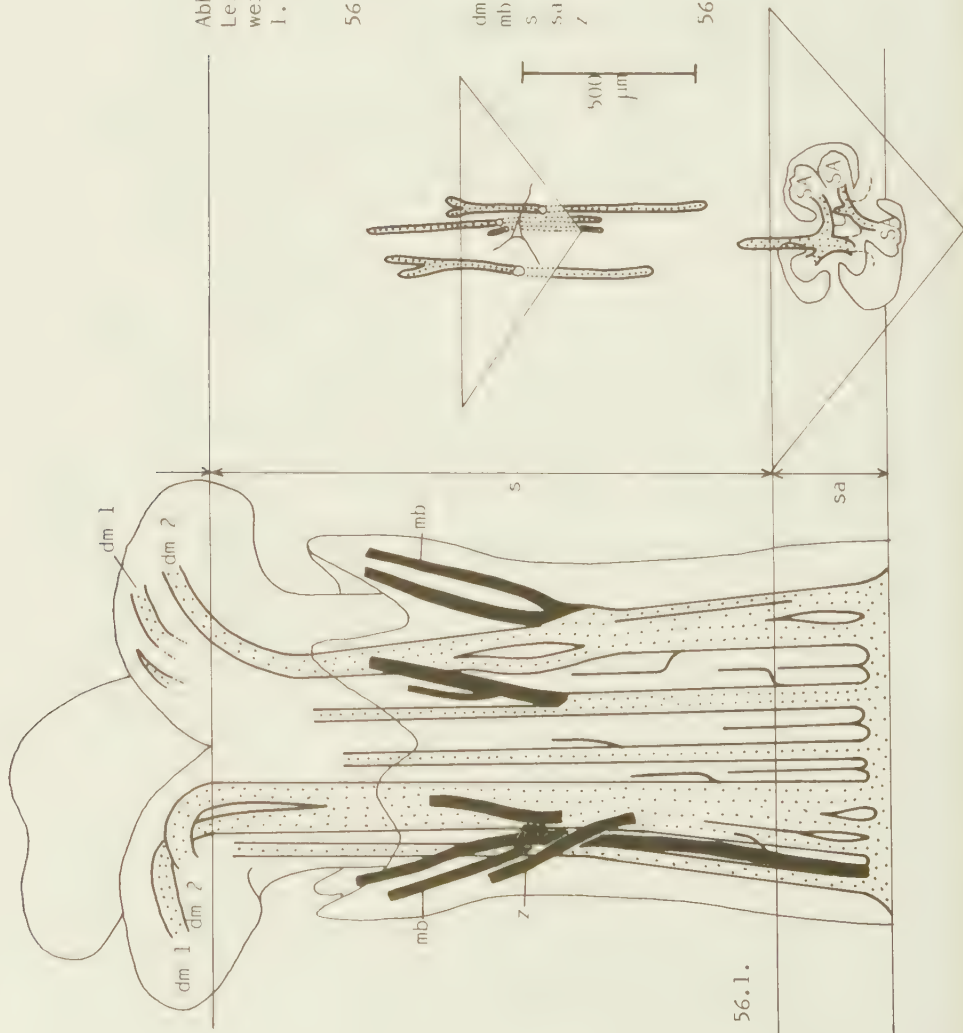
56.1. Eine Blütenhälfte

ohne Zentrum:



dm Dorsalmedianus
mb Mittelbündel (Perianth)
s synklinaler Abschnitt
sa synasziatischer Abschnitt
z Zwischenbündel (Perianth)

56.2. Blütenzentrum



56.1.



57.1.



57.2.



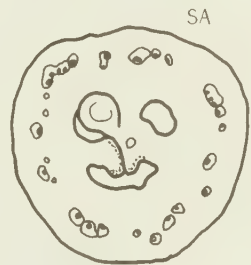
57.3.



57.4.



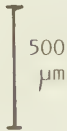
57.5.



57.6.



57.7.



57.8.

Abb. 57
Querschnittserie durch eine
weibliche Blüte vom 1. Juni 1977

peripher teilweise schematisch
z Blütenzentrum

Abkürzungen wie in Abb. 53/54



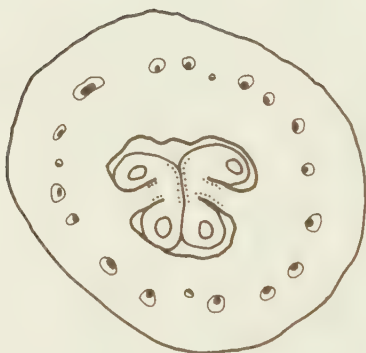
58.1.



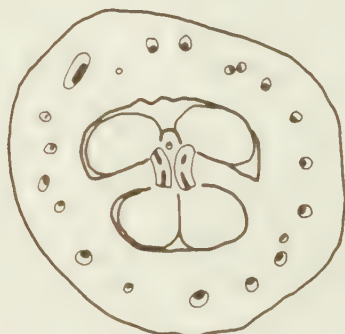
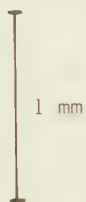
58.2.



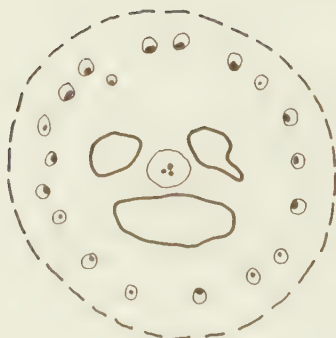
58.3.



58.4.



58.5.



58.6.

Abb. 58.1.-6.
Querschnittserie durch eine
weibliche Blüte vom 8. Juni 1976

Abkürzungen wie in Abb. 53/54

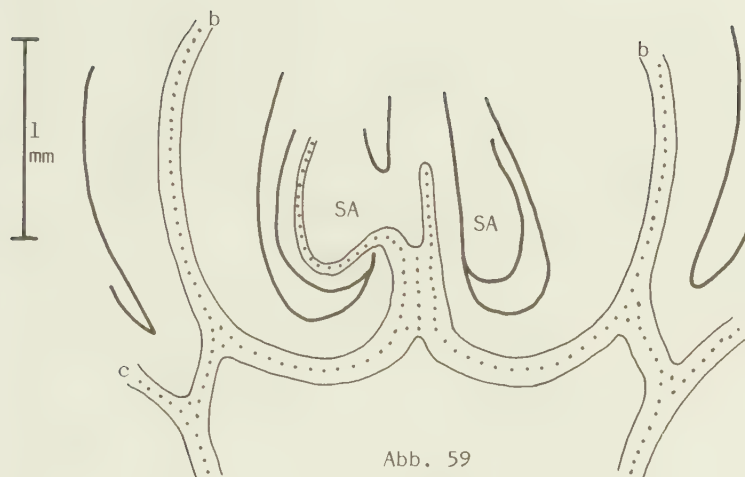


Abb. 59

Schema der Leitbündelversorgung in der Blütenbasis
(25. Juni 1976)

b Blütenbündel
c Cupularbündel

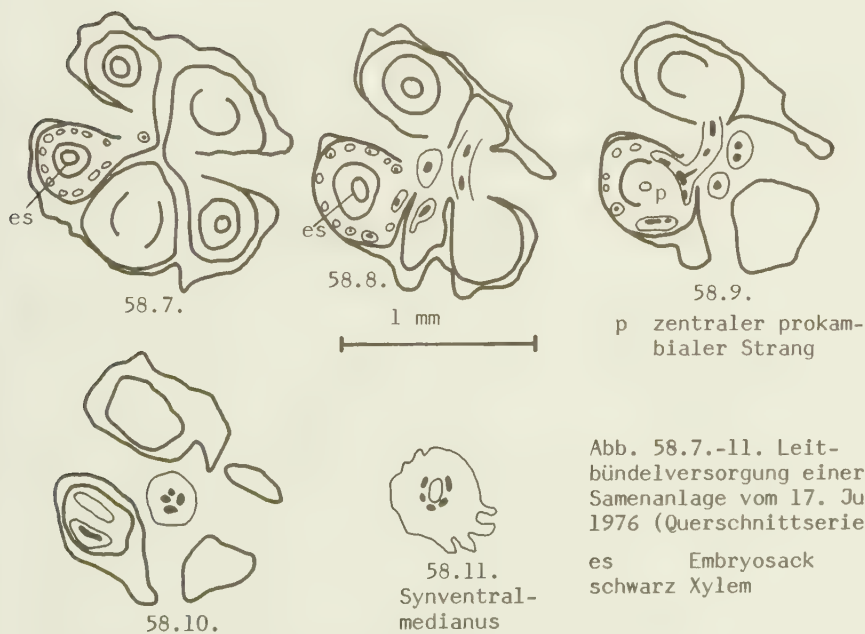


Abb. 58.7.-11. Leitbündelversorgung einer Samenanlage vom 17. Juni 1976 (Querschnittserie)

es Embryosack
schwarz Xylem

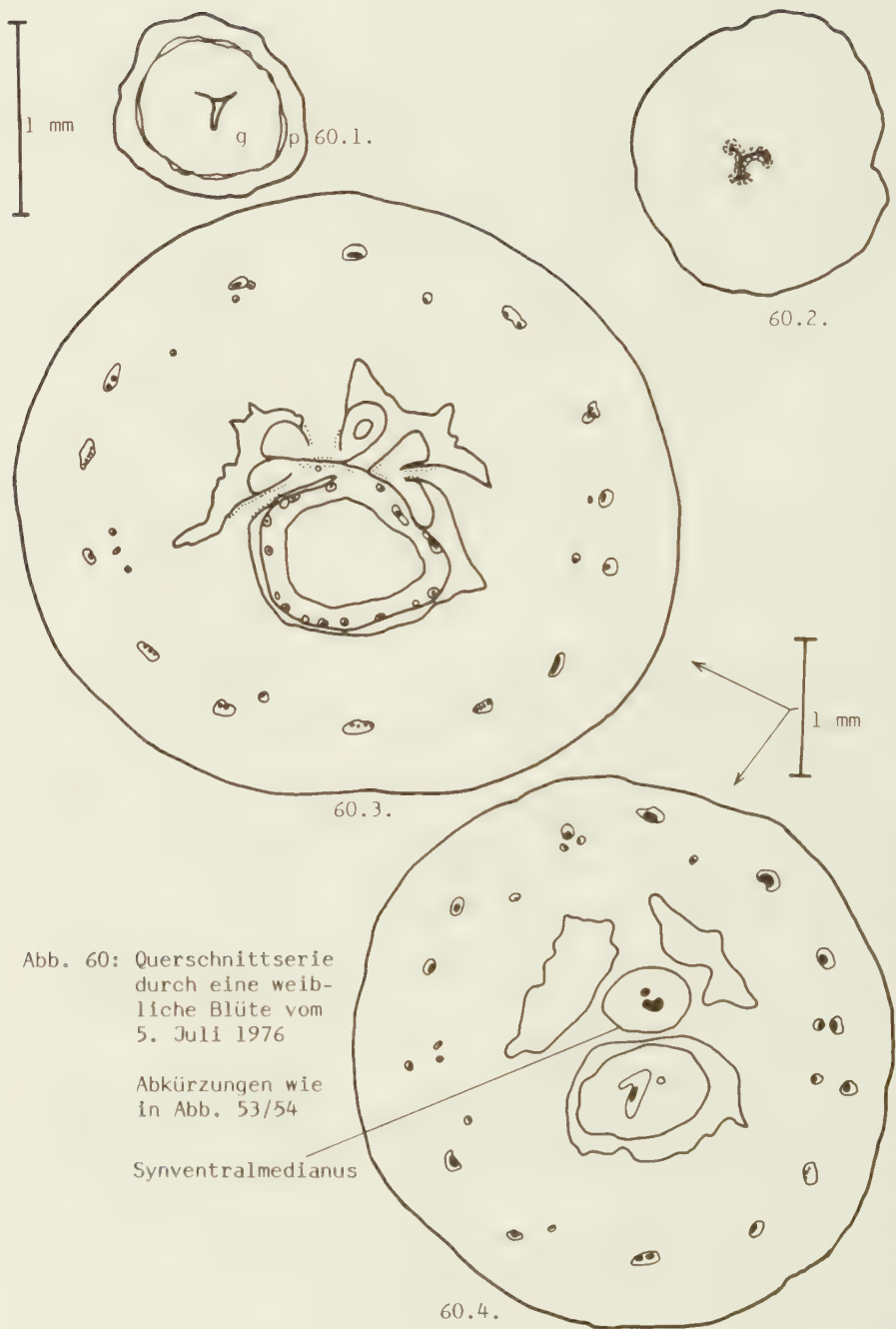


Abb. 60: Querschnittserie
durch eine weibliche Blüte vom
5. Juli 1976

Abkürzungen wie
in Abb. 53/54

Synventralmedianus

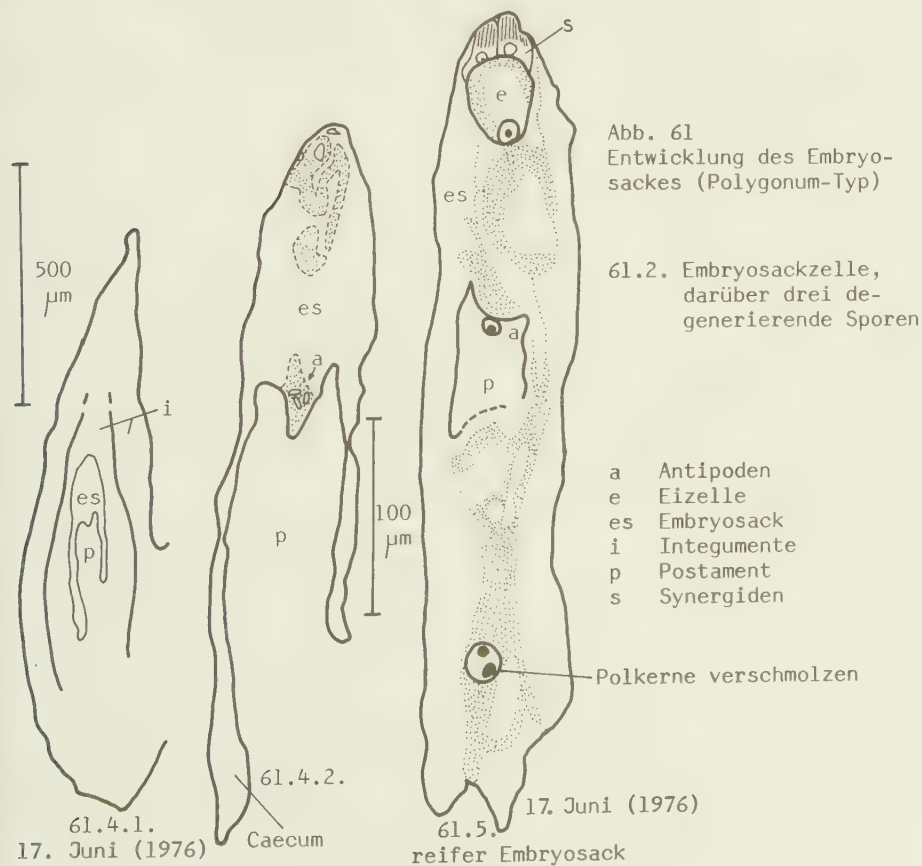
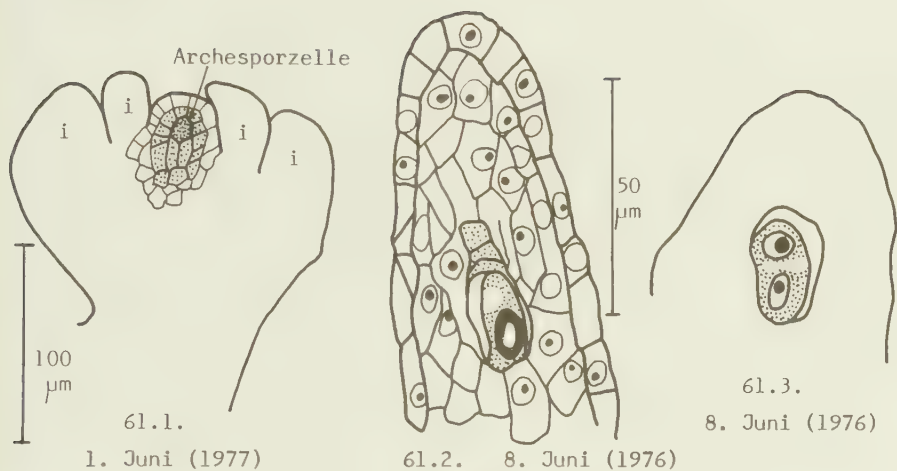


Abb. 61
Entwicklung des Embryo-
sackes (Polygonum-Typ)

61.2. Embryosackzelle,
darüber drei de-
generierende Sporen

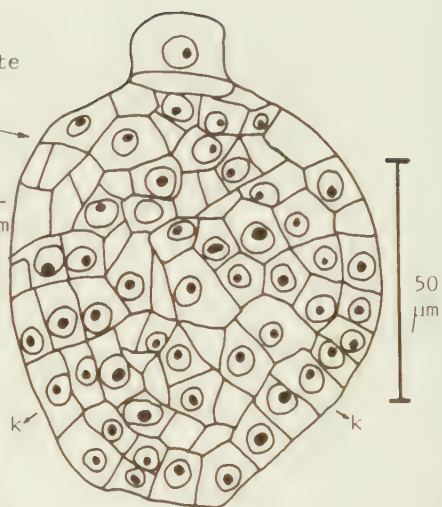
a Antipoden
e Eizelle
es Embryosack
i Integumente
p Postament
s Synergiden



62.1.1.

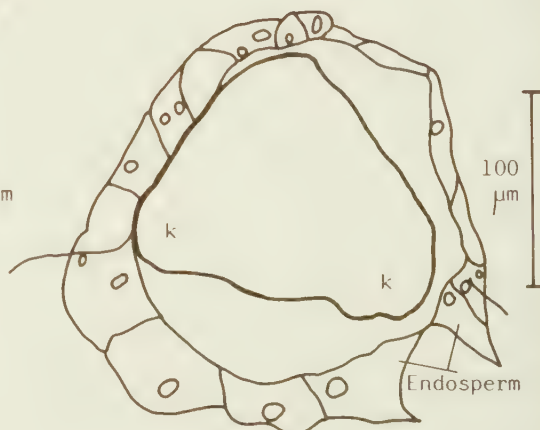
25. Juni 1976

Zellenbildung im Endosperm



62.1.2. 25. Juni 1976

Kugelstadium



62.2. 5. Juli 1976

Bildung der Kotyledonen

Abb. 62
Entwicklung des Embryos

k Kotyledonen

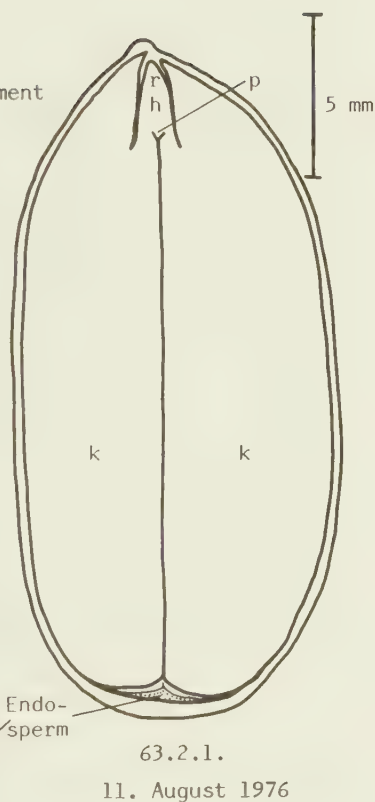
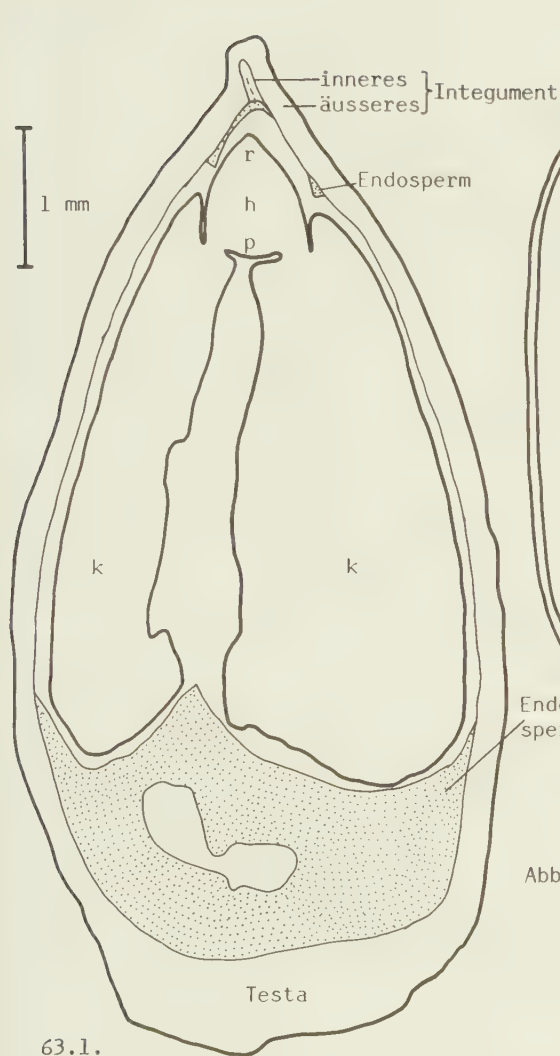
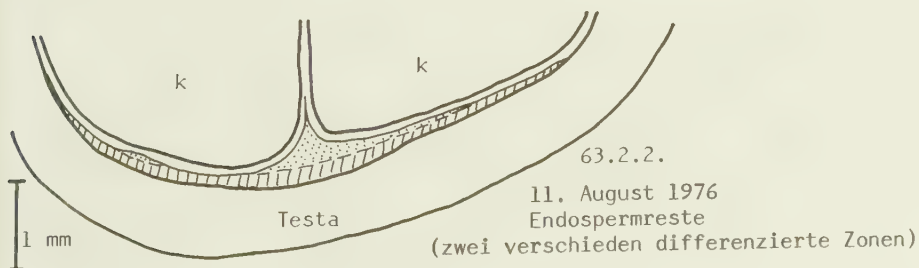
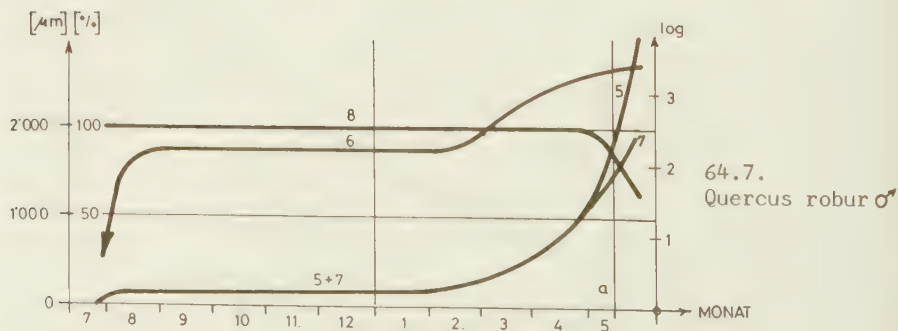
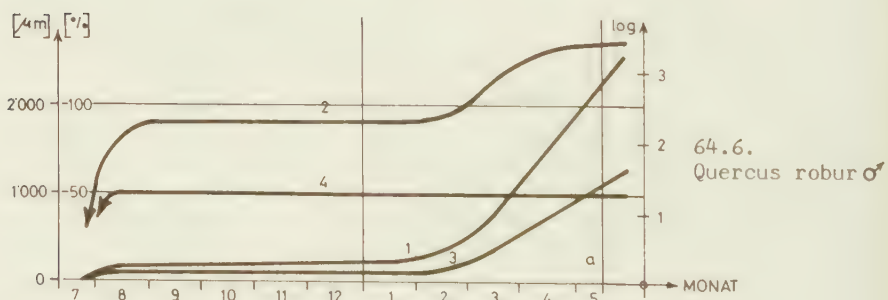
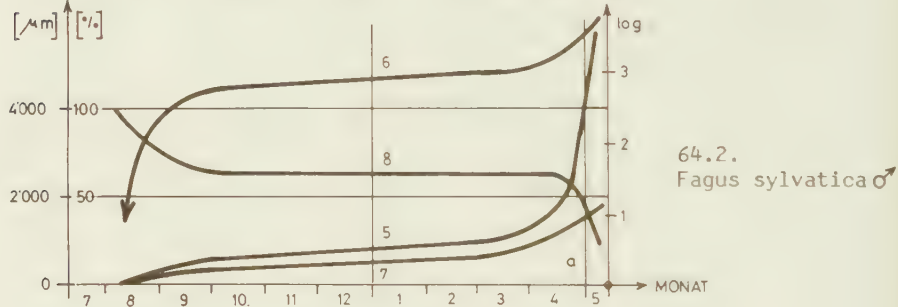
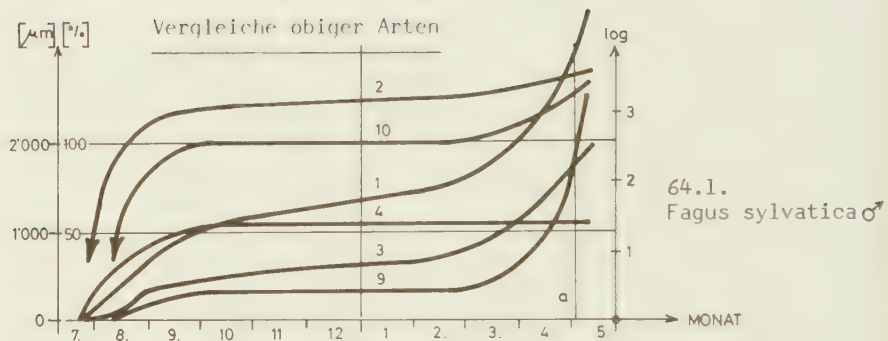
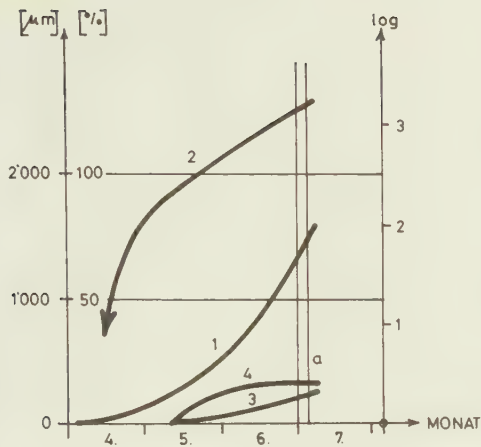


Abb. 63: Mediane Längsschnitte durch Samen

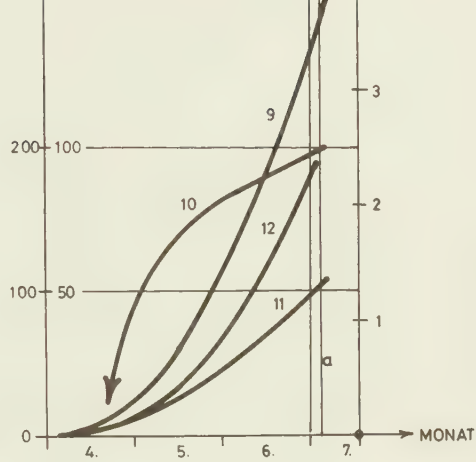
h Hypokotyl
k Kotyledonen
p Plumula
r Radicula



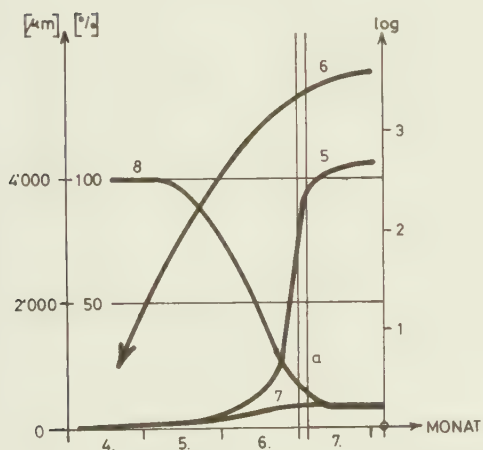




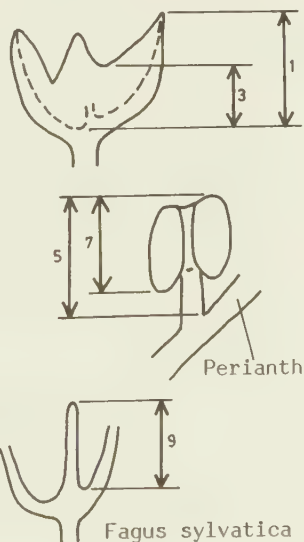
64.3. *Castanea sativa* ♂



64.5. *Castanea sativa* ♂



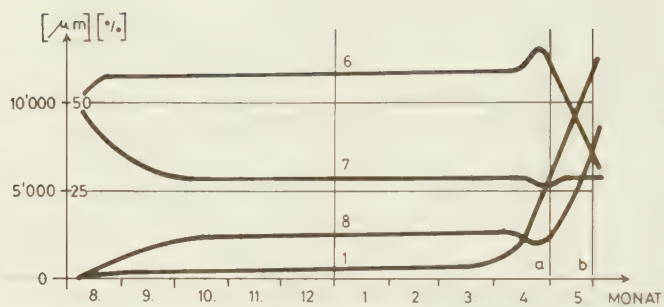
64.4. *Castanea sativa* ♂



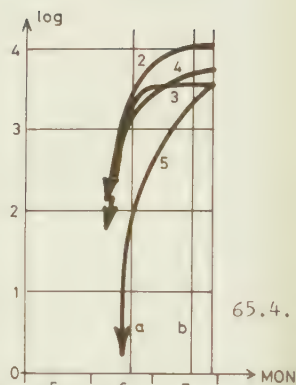
Fagus sylvatica

Abb. 64: Wachstumserscheinungen bei männlichen Blüten

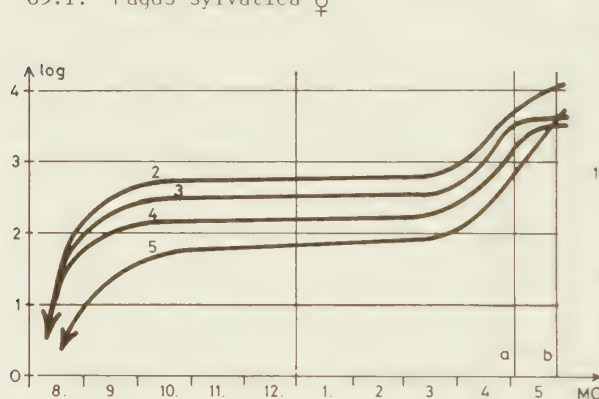
- | | | | |
|---|---------------------------------|----|------------------------------------|
| 1 | Perianthlänge [μm] | 7 | Antherenlänge [μm] |
| 2 | log Perianthlänge | 8 | 7 in [%] von 5 |
| 3 | Röhrenlänge [μm] | 9 | Pistillodiumhöhe [μm] |
| 4 | 3 in [%] von 1 | 10 | log Pistillodiumhöhe |
| 5 | Stamenlänge [μm] | | Höhe der Pistillodiumsabschnitte: |
| 6 | log Stamenlänge | 11 | asymplikat [μm] |
| | | 12 | symplikat [μm] |
| | | a | Anthesebeginn |



65.1. *Fagus sylvatica* ♀

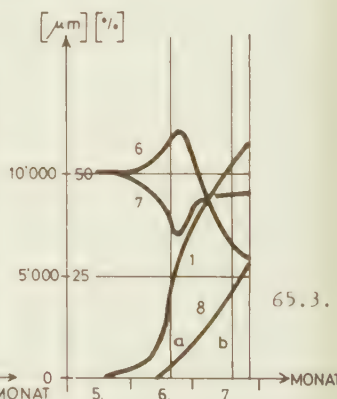


65.4.



65.2. *Fagus sylvatica* ♀

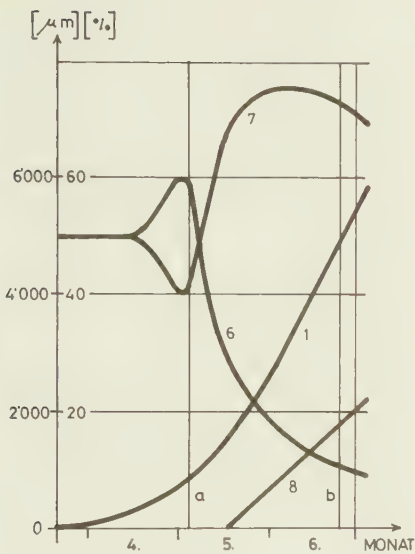
65.3.-4. *Castanea sativa* ♀



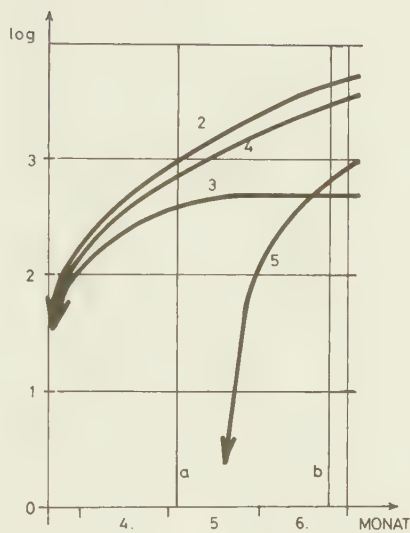
65.3.

Abb. 65: Wachstumserscheinungen bei weiblichen Blüten

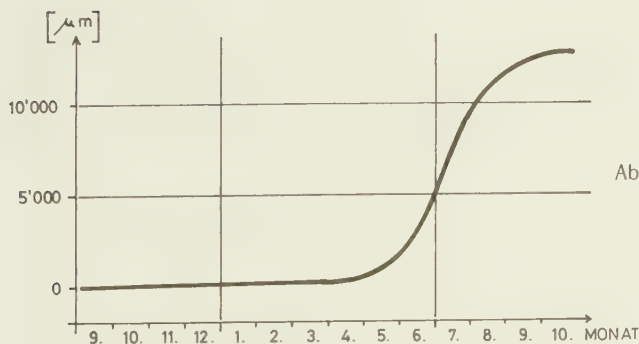
- 1 Gynoeciumhöhe [μm]
- 2 log Gynoeciumhöhe
- 3 log Höhe des asynkliten Abschnittes
- 4 log Höhe des synkliten Abschnittes
- 5 log Höhe des synasziatischen Abschnittes
- 6 Höhe des asynkliten Abschnittes in [%] von 1
- 7 Höhe des synkliten Abschnittes in [%] von 1
- 8 Höhe des synasziatischen Abschnittes in [%] von 1
- a Anthesebeginn
- b Befruchtungszeit



65.5. *Quercus robur* ♀

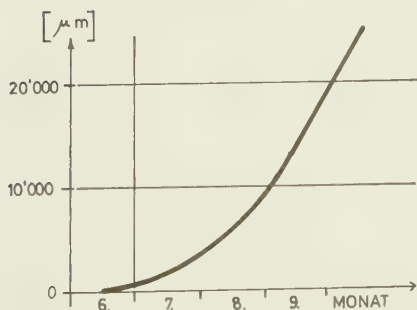


65.6. *Quercus robur* ♀

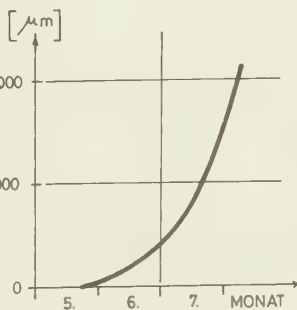


66.1. *Fagus sylvatica*

Abb. 66: Entwicklung
der Samen-
anlagen

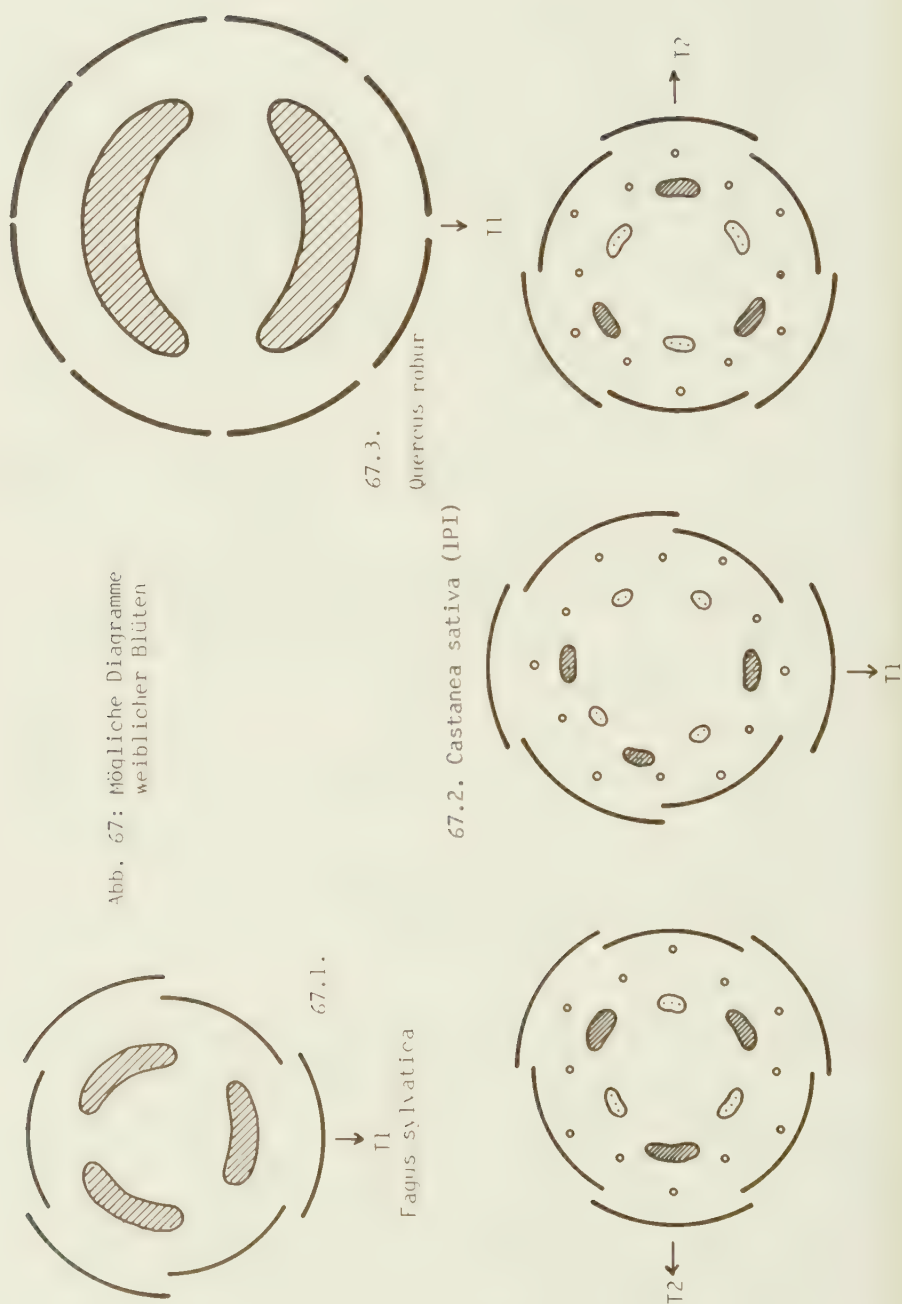


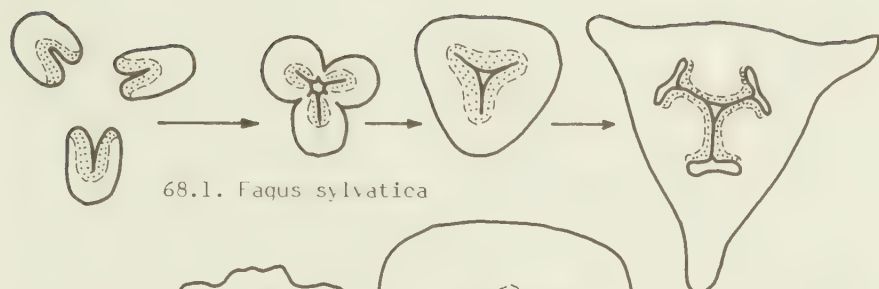
66.2. *Castanea sativa*



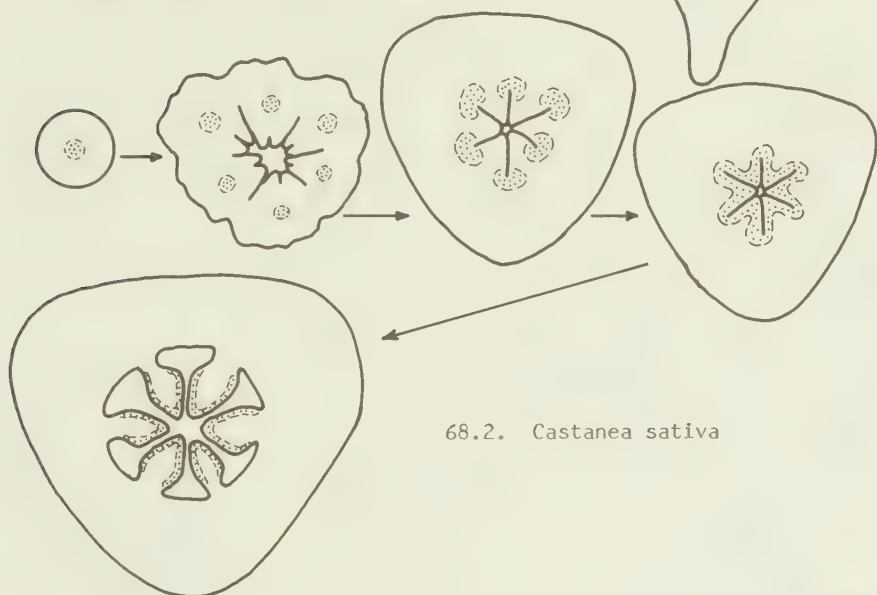
66.3. *Quercus robur*

Abb. 67: Mögliche Diagramme weiblicher Blüten

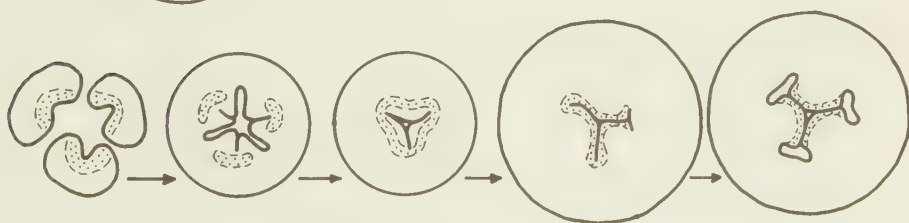




68.1. *Fagus sylvatica*

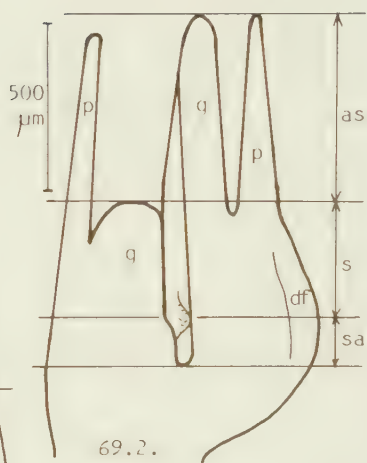
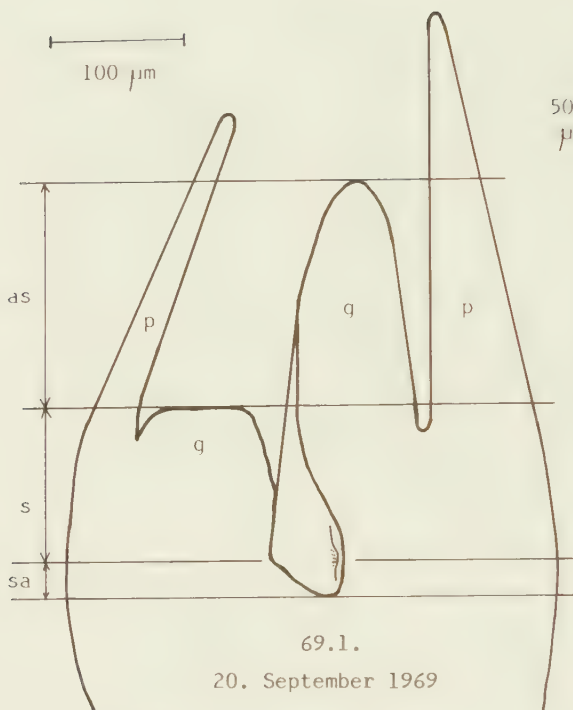


68.2. *Castanea sativa*



68.3. *Quercus robur*

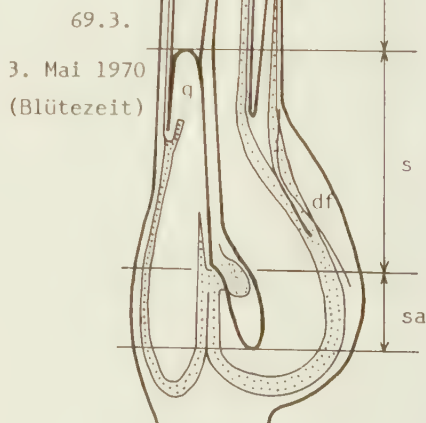
Abb. 68: Schematische Darstellung des Pollenschlauch-Transmissionsgewebes (punktiert) von oben nach unten

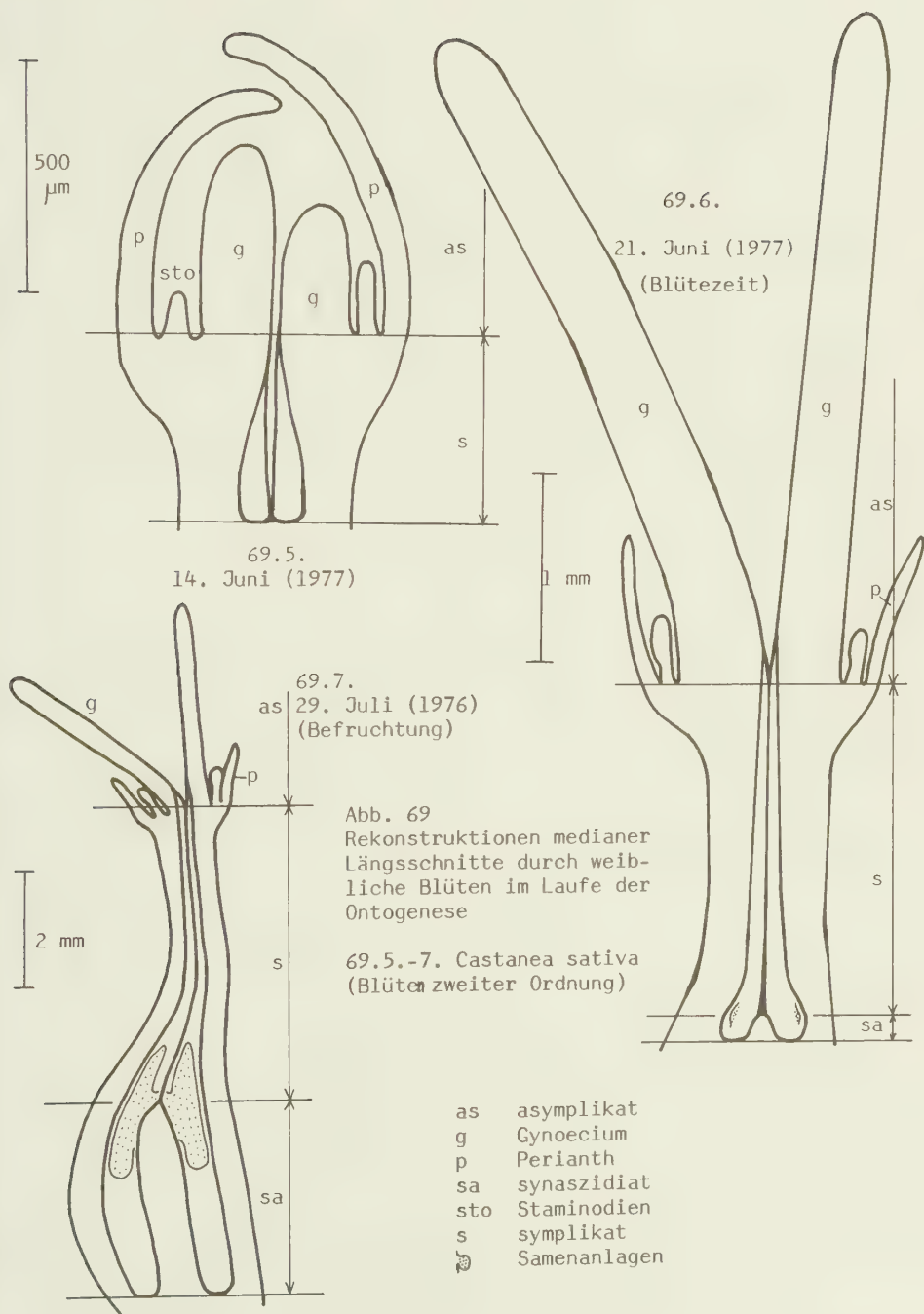


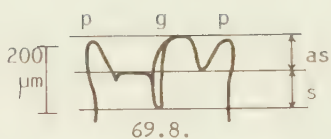
4. April 1970



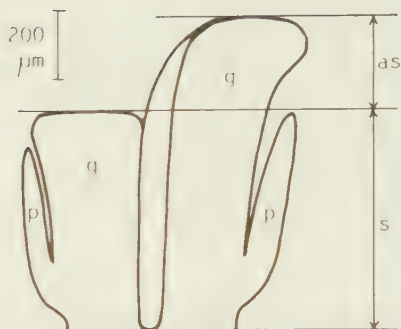
69.1.-4. *Fagus sylvatica*
df Dorsalflügel







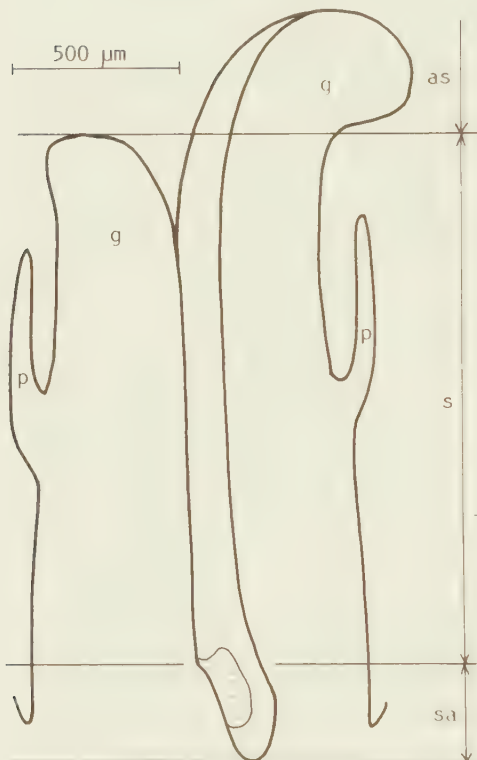
28. März (1977)



69.9.

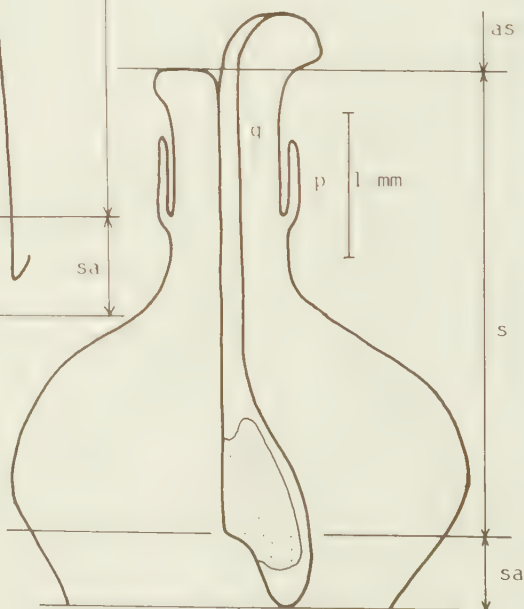
11. Mai (1977)

(Blütezeit)



69.10. 1. Juni (1977)

69.8.-11.
Quercus robur



69.11. 25. Juni (1976)
(Befruchtung)

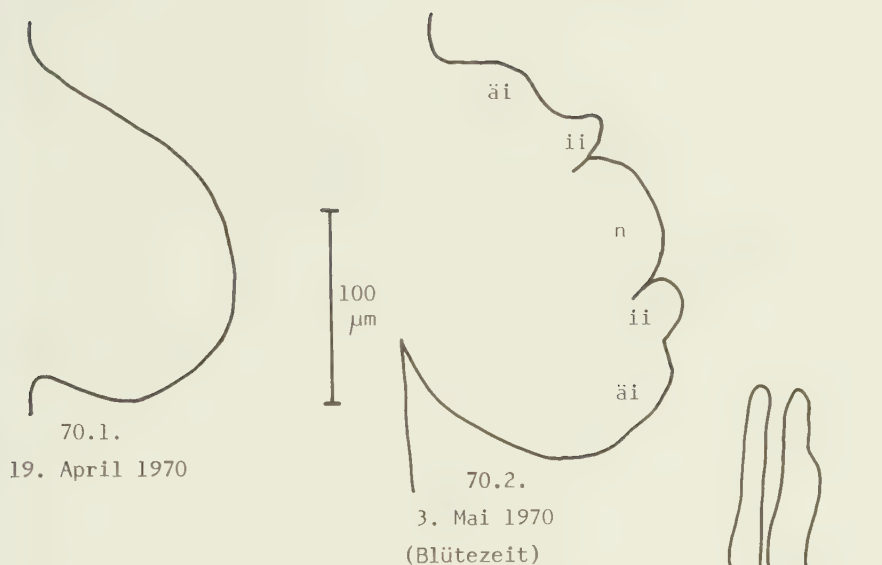
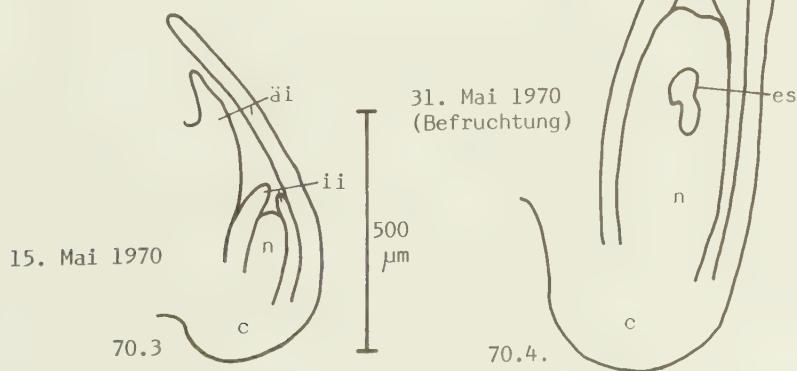
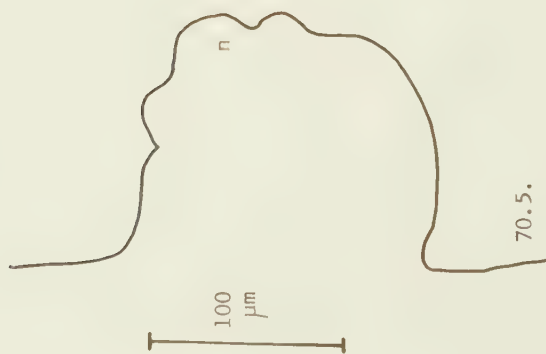


Abb. 70
Rekonstruktion medianer Längsschnitte durch
Samenanlagen im Laufe der Ontogenese

äi äusseres Integument
c Chalaza
es Embryosack
ii inneres Integument
n Nucellus

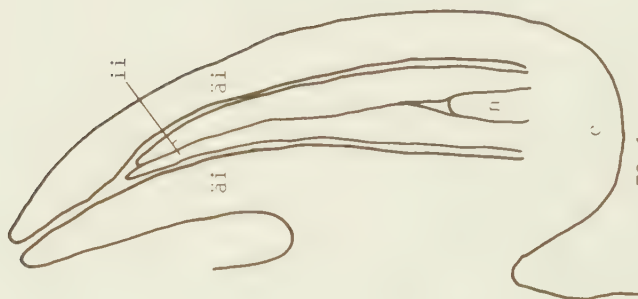
70.1.-4. *Fagus sylvatica*



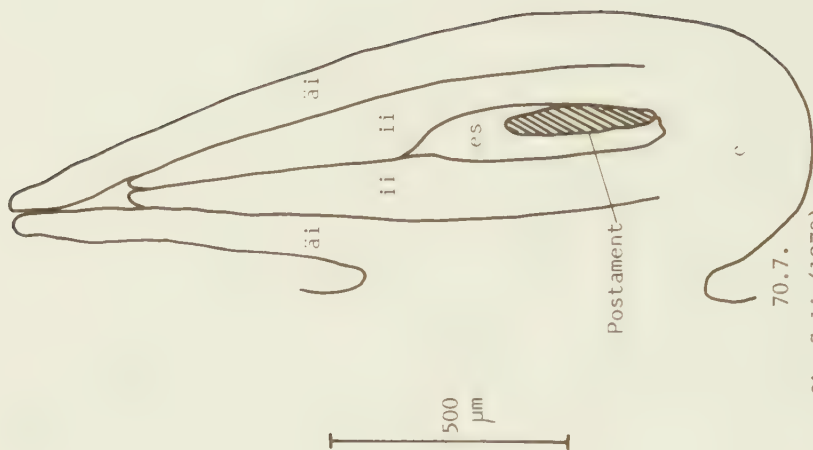


70.5.
5. Juli (1976)
(Blütezeit)

70.5.-7. Castanea sativa



70.6.
Mitte Juli (1976/78)



70.7.
24. Juli (1978)
(Befruchtung)



70.8.

28. Mai (1970)
(nach der Blütezeit)



70.9.

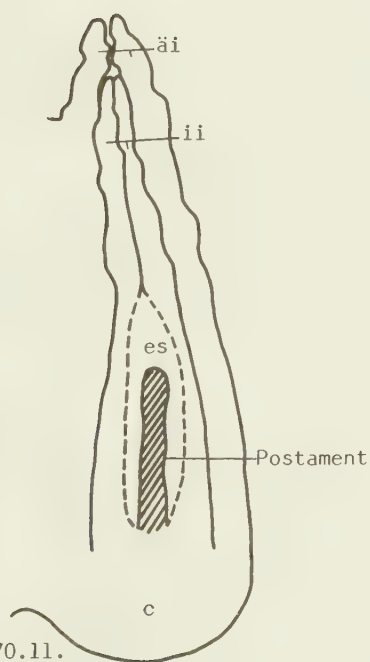
1. Juni (1977)

70.8.-11. *Quercus robur*



70.10.

8. Juni (1976)



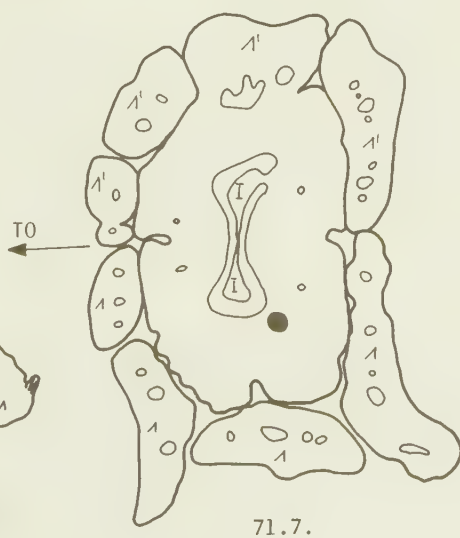
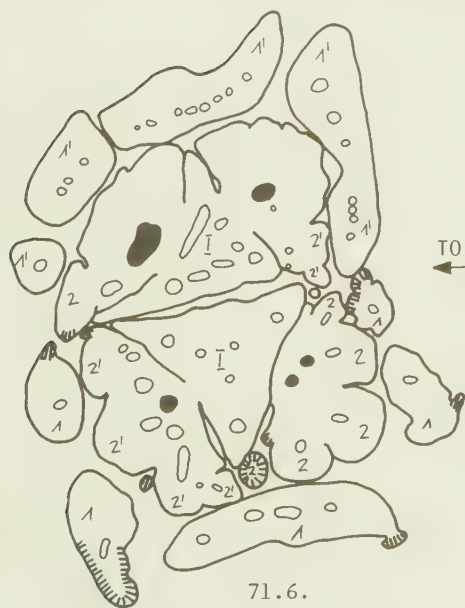
70.11.

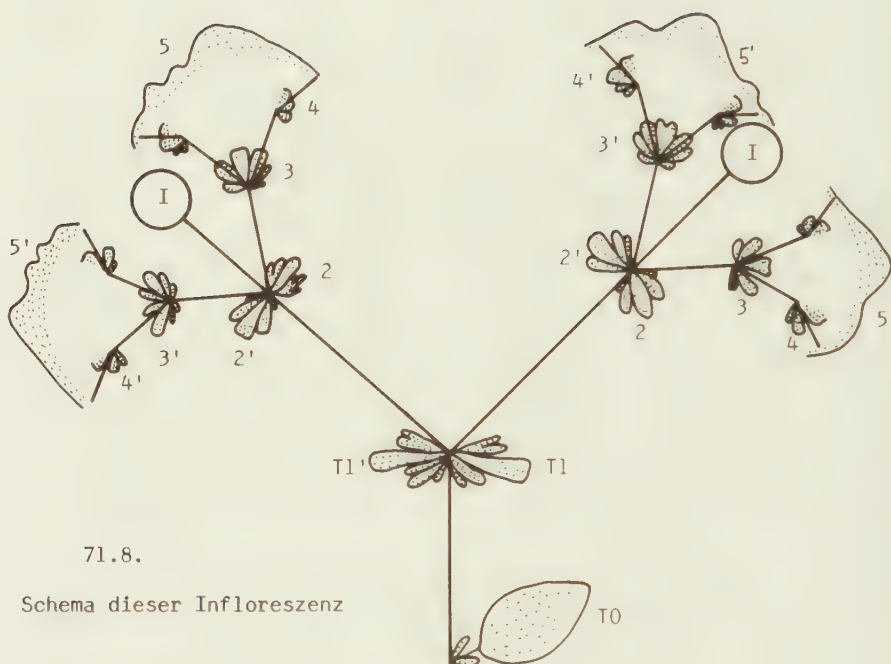
17. Juni (1976)
(Befruchtung)





1 mm





71.8.

Schema dieser Infloreszenz

Abb. 71

Querschnittserie durch eine Cupula von *Nothofagus menziesii* vom
18. Dezember 1977

-  drüsige Oberfläche
-  ventral verlaufende Hauptbündel

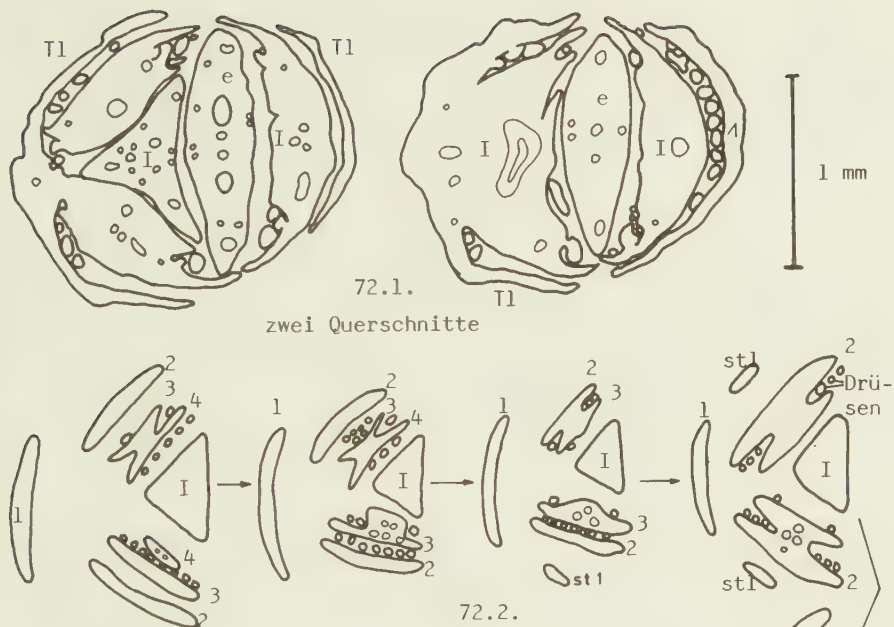
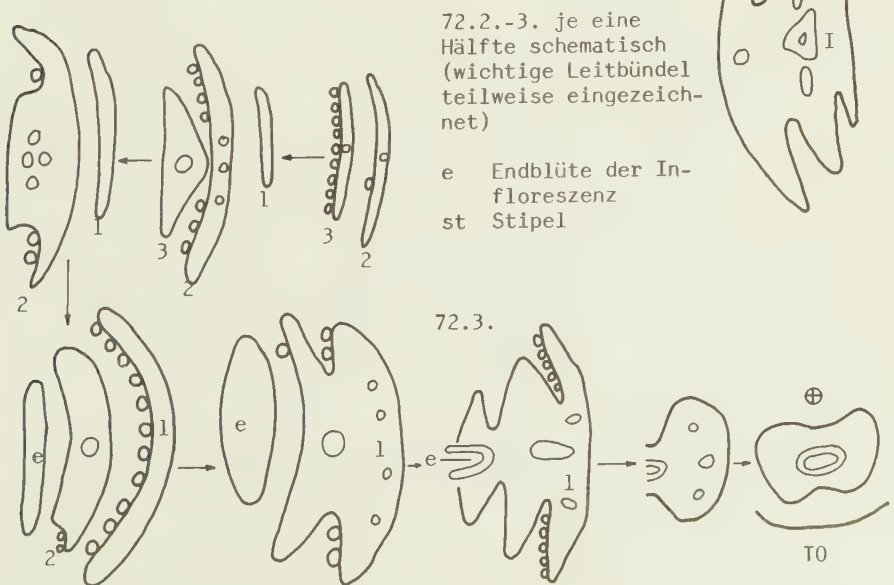


Abb. 72: Querschnittserien durch eine weibliche Infloreszenz von *Nothofagus solandri* vom 30. Oktober 1977



72.2.-3. je eine Hälfte schematisch (wichtige Leitbündel teilweise eingezeichnet)

e Endblüte der Infloreszenz
st Stipel

72.3.

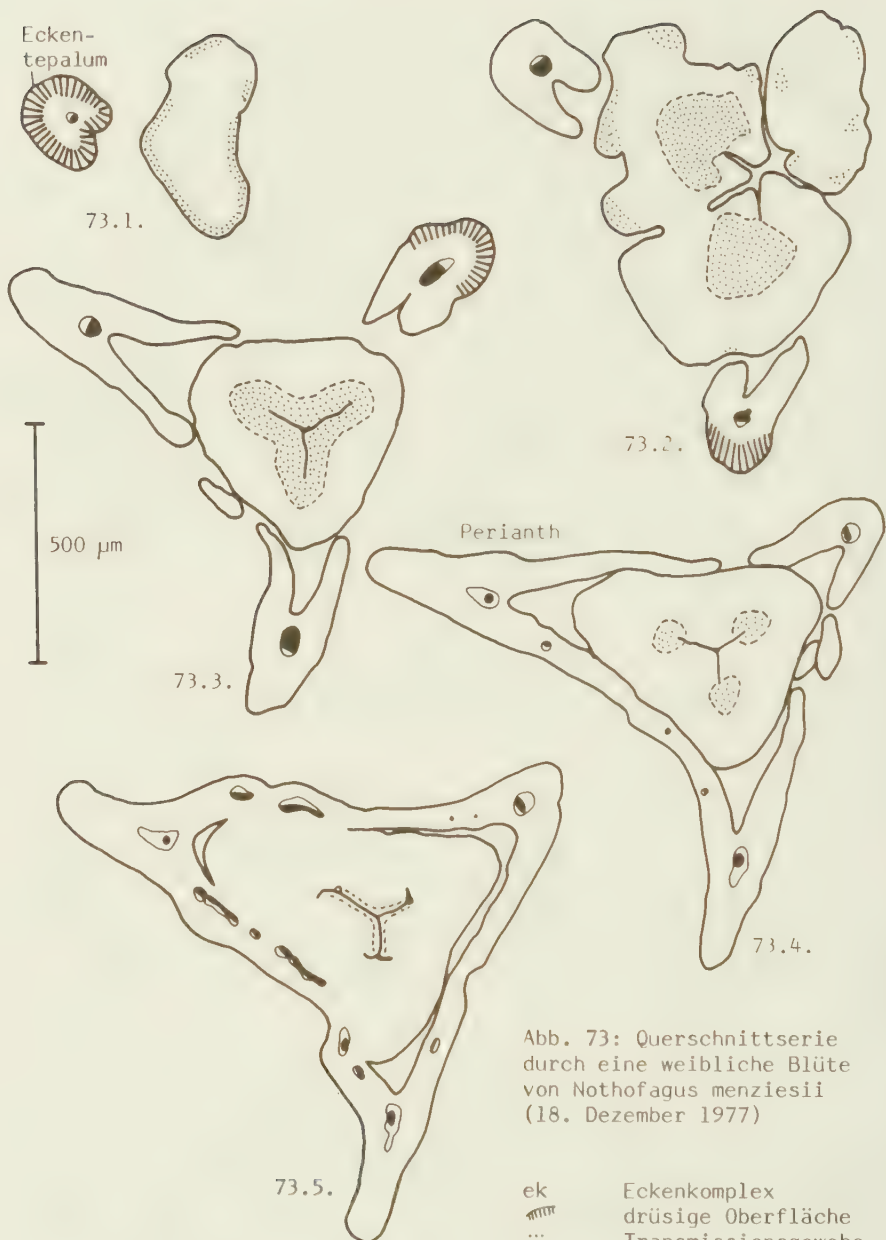
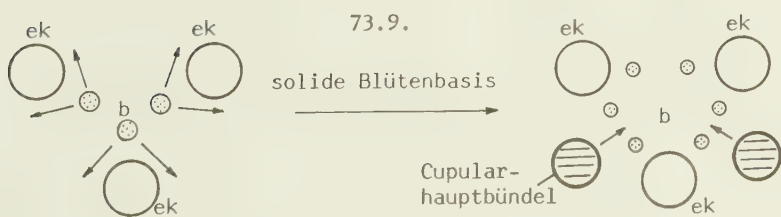
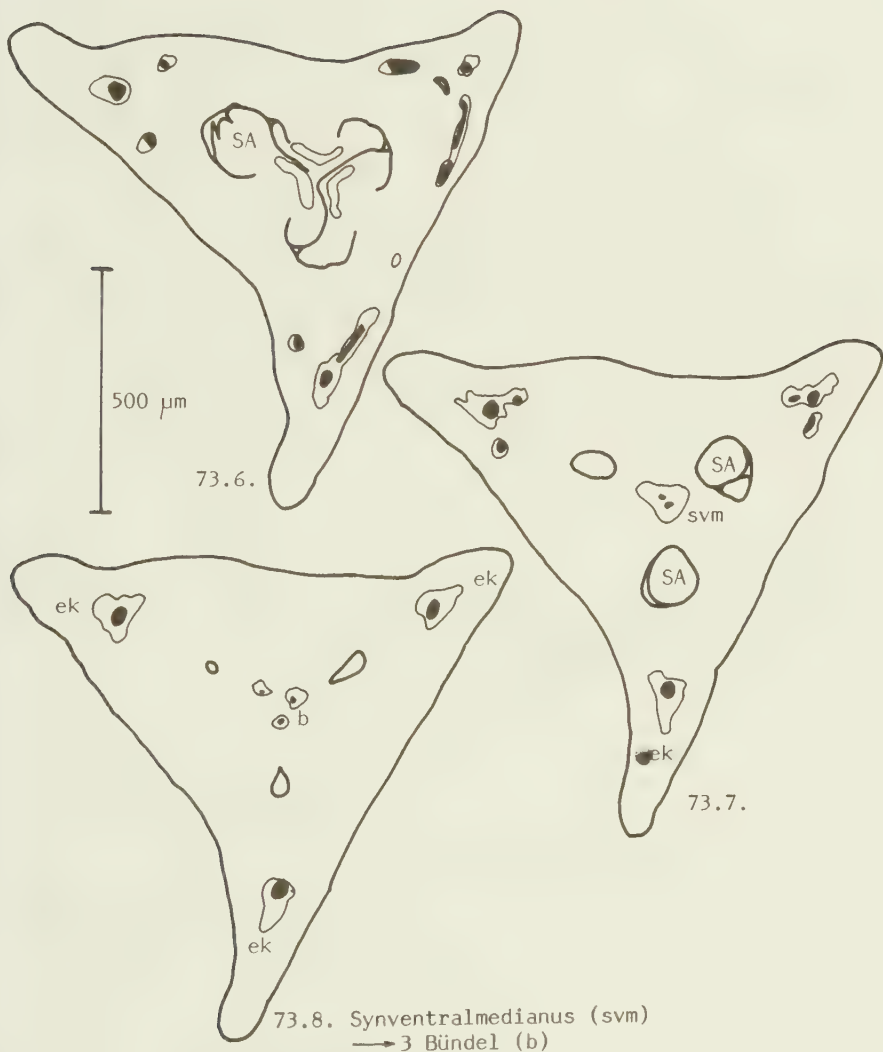


Abb. 73: Querschnittserie durch eine weibliche Blüte von *Nothofagus menziesii* (18. Dezember 1977)



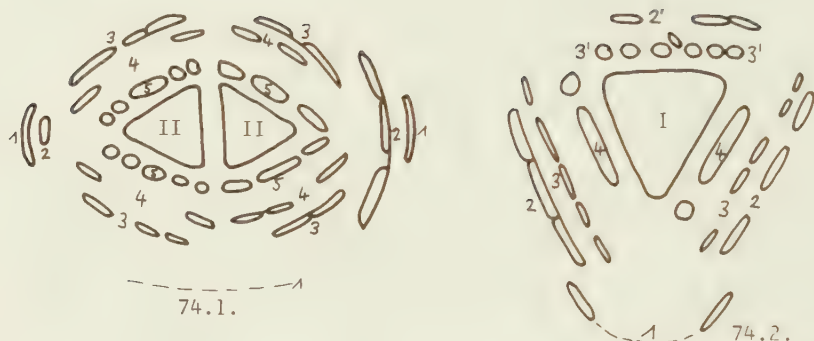


Abb. 74

Zwei Diagramme weiblicher PI von *T. doichangensis*

II : nur Stipeln ausgebildet

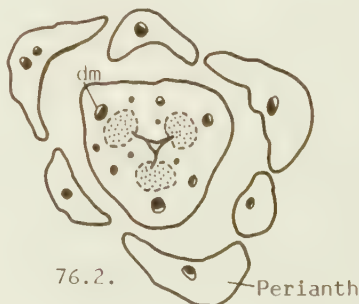
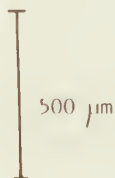
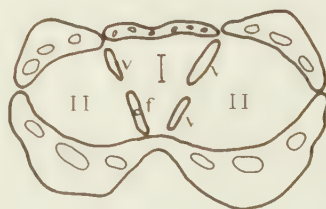
2'-3': Schuppen an der adaxialen Klappe

Abb. 75

Schematischer Querschnitt durch eine Cupula von *T. verticillata* (wichtigste Leitbündel eingezeichnet)

f fädiges Gebilde

v kleine Vorwölbungen



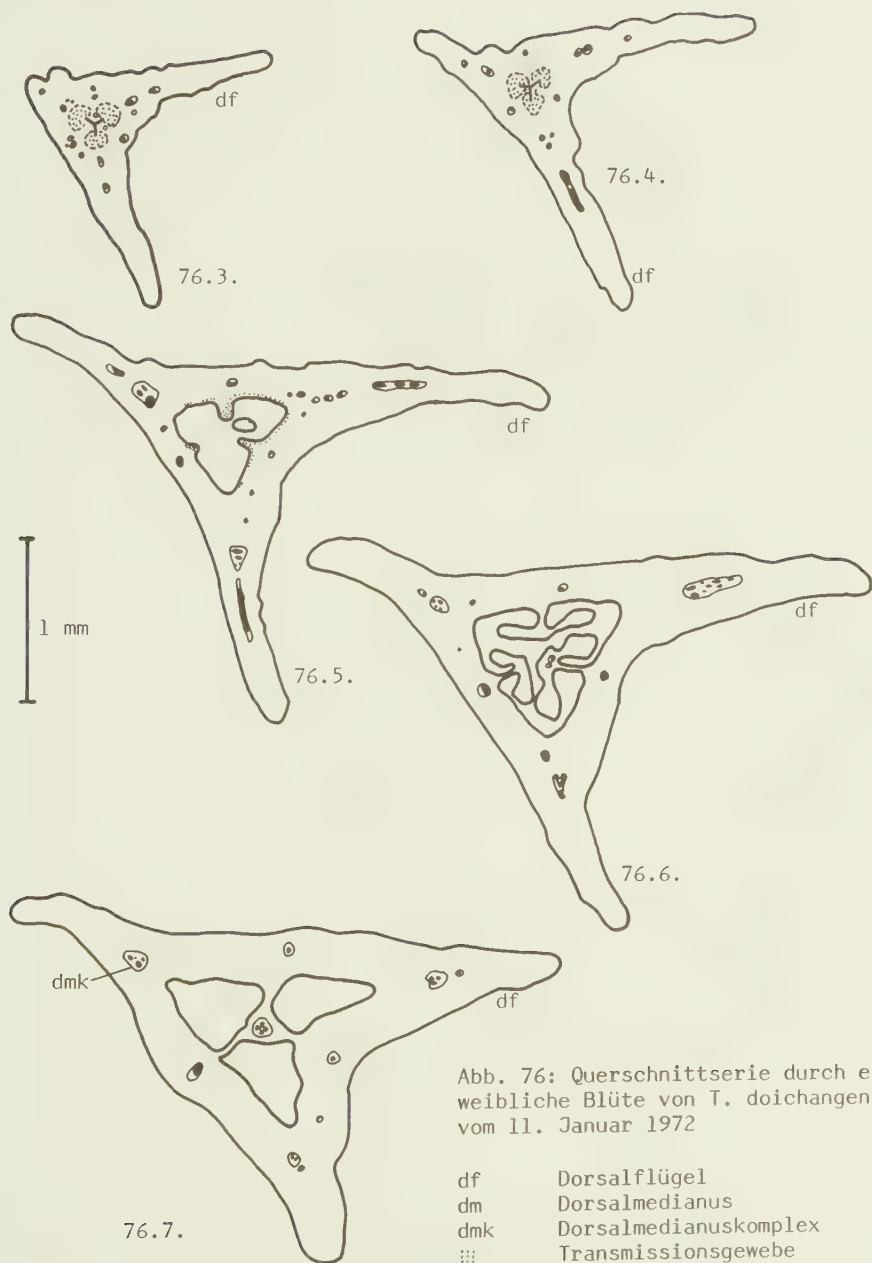


Abb. 76: Querschnittserie durch eine weibliche Blüte von *T. doichangensis* vom 11. Januar 1972

df Dorsalflügel
 dm Dorsalmedianus
 dmk Dorsalmedianuskomplex
 :::: Transmissionsgewebe
 schwarz Xylem

Abb. 77: Querschnitt-
serie durch eine
Cupula von *C.
acuminatissima*
vom 3. August
1977

2', 3' Schuppen der adaxialen
Klappe
s. Stachelanlagen
● Cupularapices

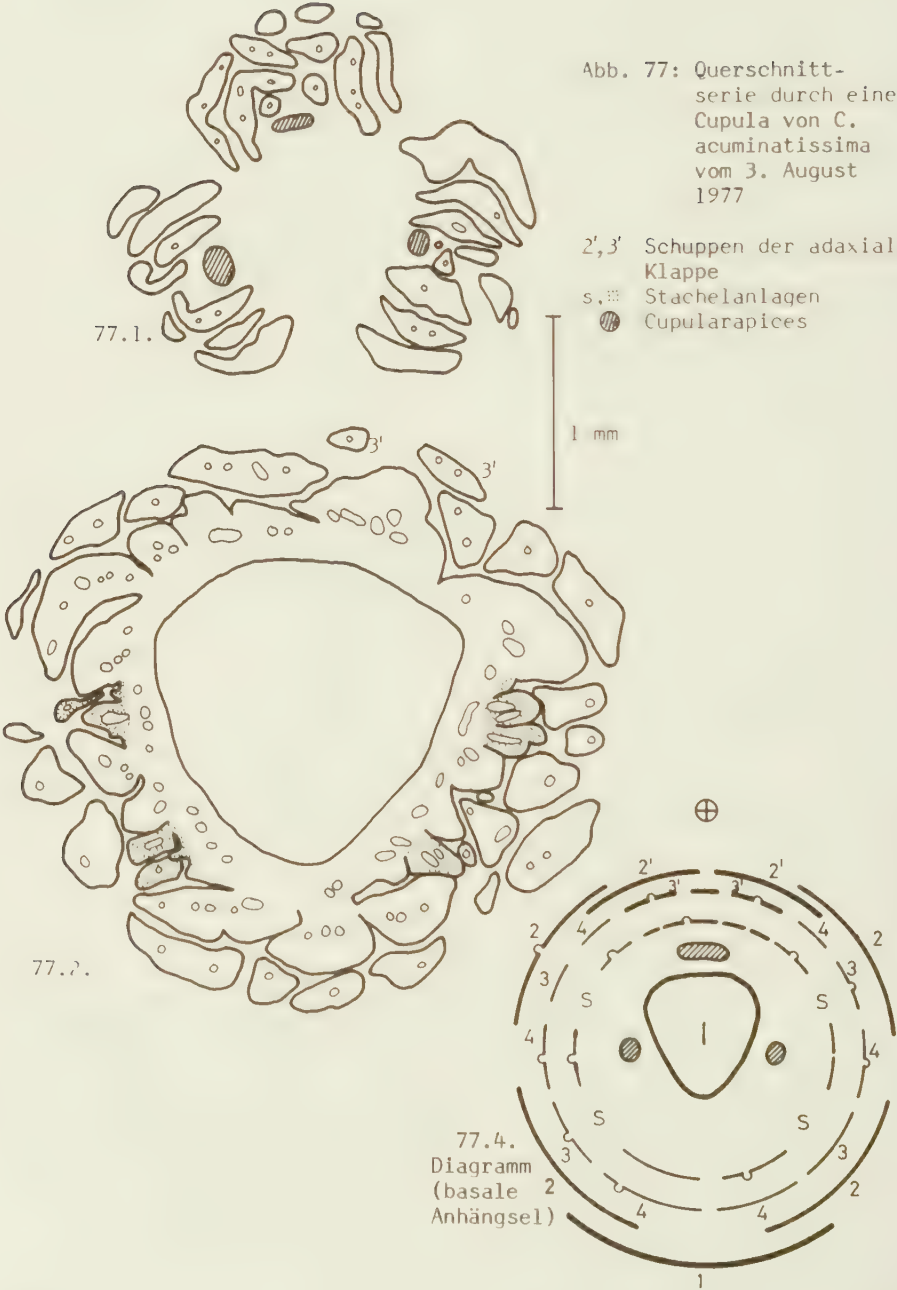




Abb. 78: Stachelgruppen von *C. acuminatissima* (10. August 1977),
Schema daneben

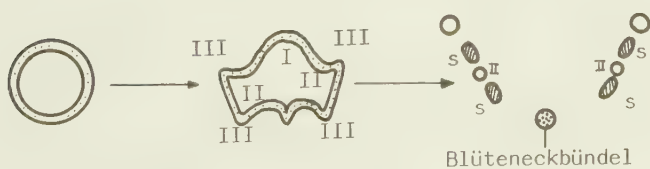
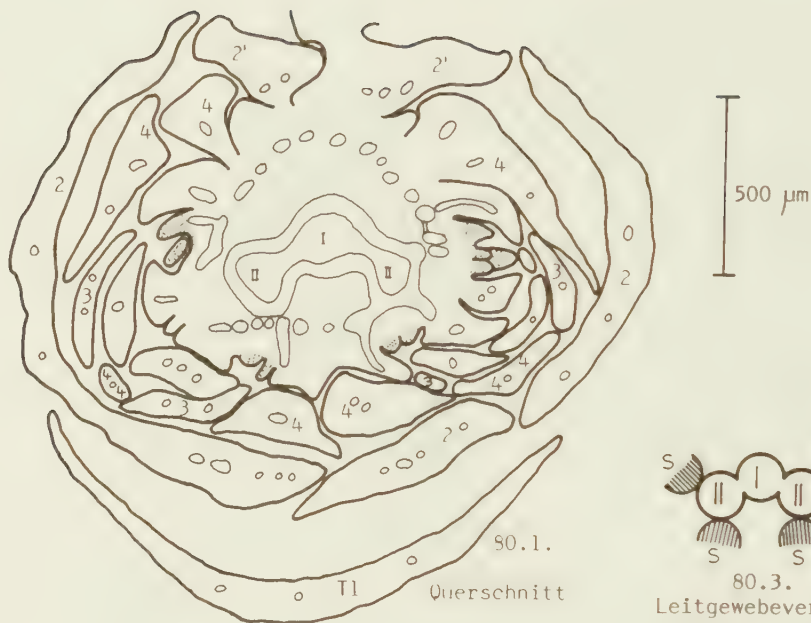
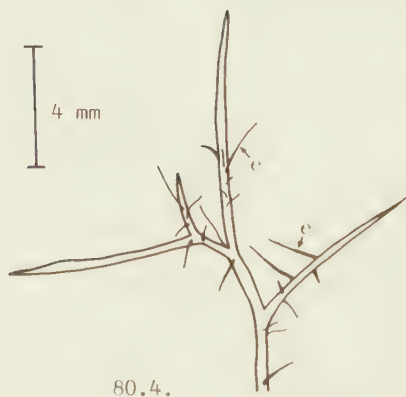


Abb. 79: Schema des Leitbündelverlaufes einer weiblichen PI von
C. acuminatissima (von unten nach oben)

I → Blüte, ab II → Cupularachsen
s Versorgung der Stachelgruppen



Leitgewebeverzweigungen in der Basis der PI



dichasial verzweigte Stachelgruppe mit Emergenzen (e) zur Zeit der Fruchtreife



Diagramm
(basale Anhängsel)

Abb. 80: *Castanopsis hystrix*: weibliche PI vom Mai 1978
(Abkürzungen wie in Abb. 77)

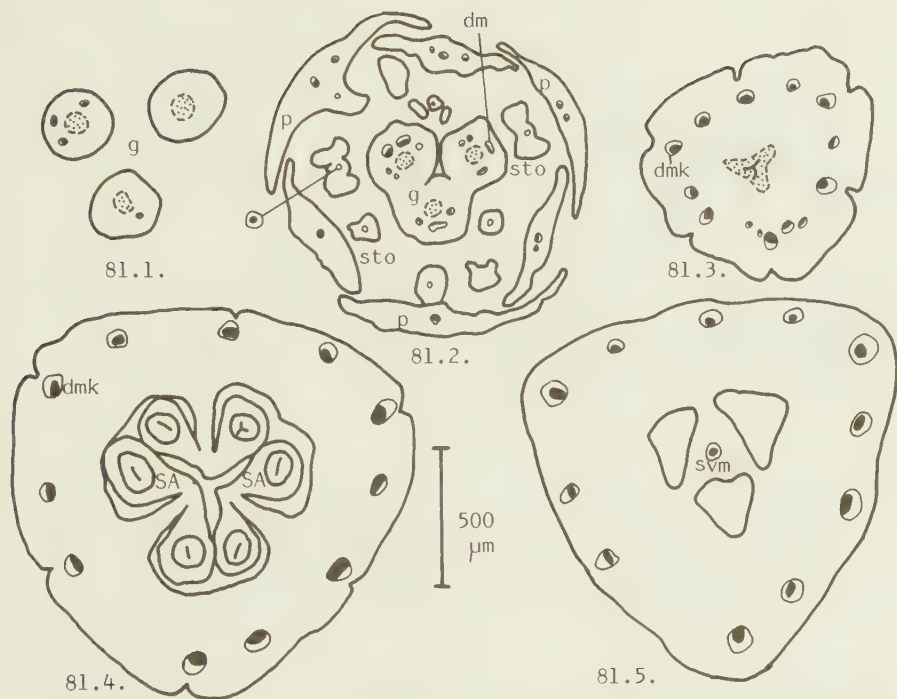


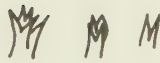
Abb. 81: Querschnittserie durch eine weibliche Blüte von *Castanopsis acuminatissima* vom 3. August 1977

dm	Dorsalmedianus	sto	Staminodien
dmk	Dorsalmedianuskomplex	svm	Synventralmedianus
g	Gynoecium	///	Transmissionsgewebe
p	Perianth	schwarz	Xylem



82.1.

C. concinna: Ansicht und dichasial verzweigte Stachelsysteme



82.2.

C. inermis: Cupula mit Anhängseln von der Seite und von oben (Schuppen zu Gruppen gehäuft), Cupula ohne Anhängsel



82.3.

C. sclerophylla: 12. Oktober 1918, Ansicht von seitlich oben

Abb. 82
Weibliche PI verschiedener *Castanopsis*-Arten

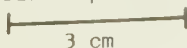
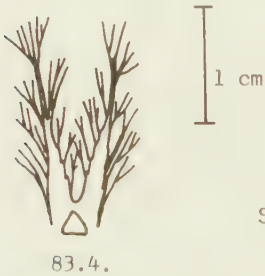




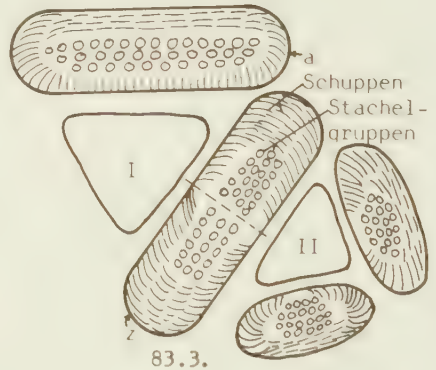
Abb. 83: Cupula von *Ch. chrysophylla*



schematischer Querschnitt durch eine dreiblütige weibliche PI (Zwischenklappen zweiteilig)

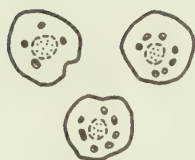


Klappen laufen in Stachelgruppen aus

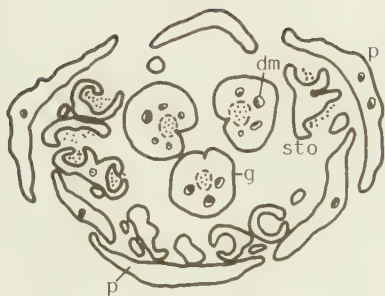


Anordnung der Anhängsel von adaxialer Klappe (a) und Zwischenklappen (z) deuten auf Zweiteiligkeit hin

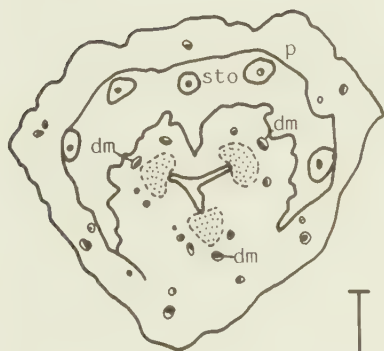
mögliche Darstellung des zymösen Verzweigungssystems einer Stachelgruppe



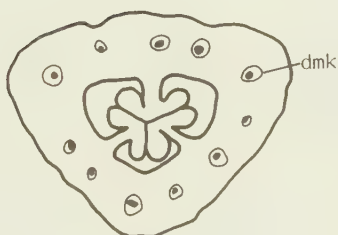
84.1.



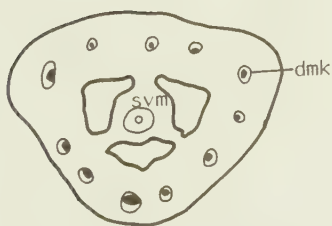
84.2.



84.3.



84.4.

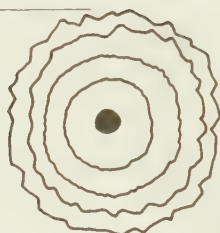


84.5.

Abb. 84: Querschnittserie durch eine weibliche Blüte(I) von *Ch. chrysophylla* vom April 1979

Abkürzungen wie in Abb. 81

Lithocarpus



von unten



von der Seite
(unten Lamellen, oben
Schuppen)



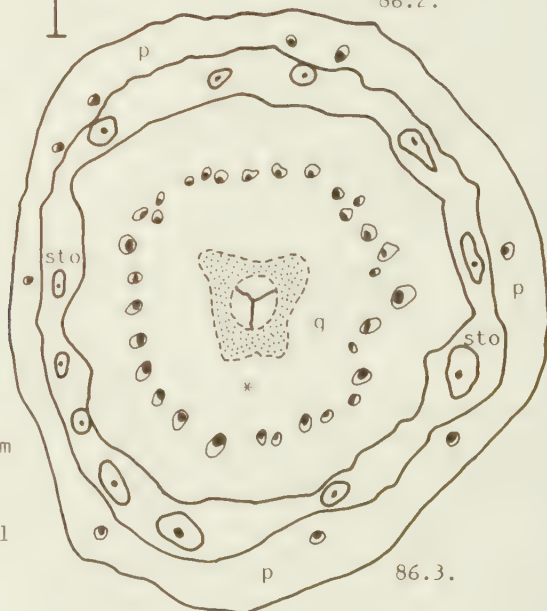
Abb. 85: Cupula von *L. schlechteri*



86.1.



86.2.

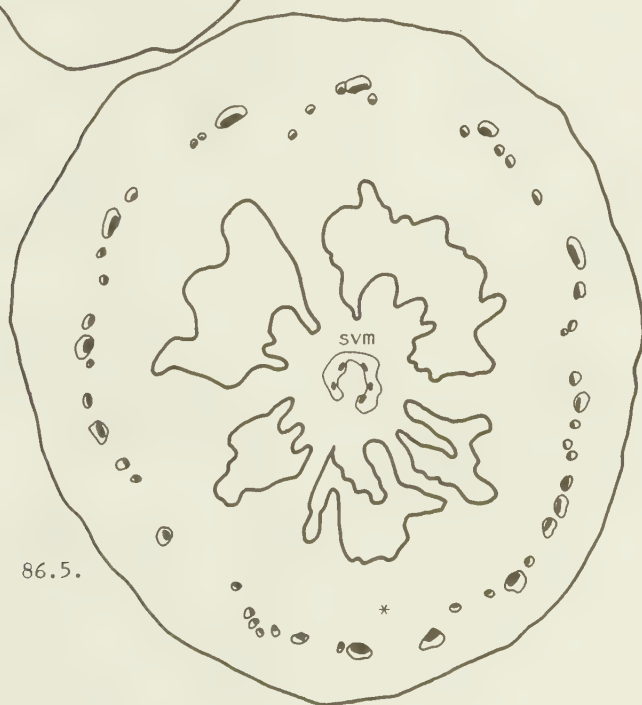
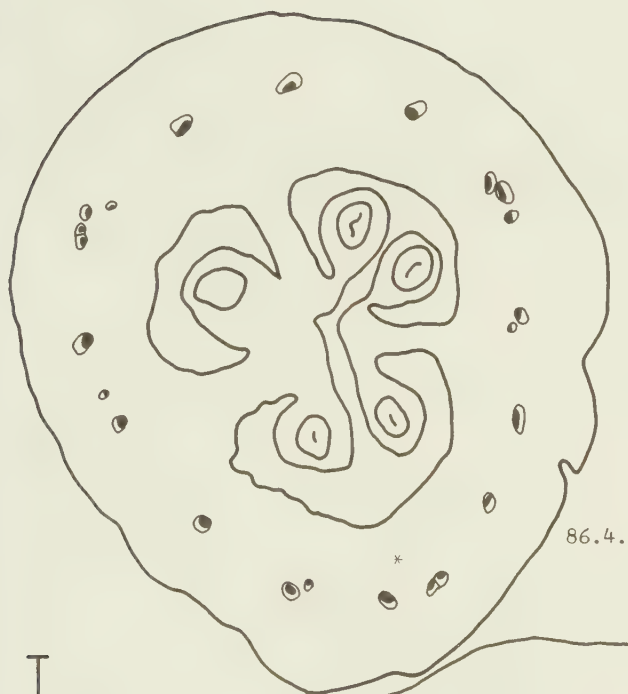


86.3.

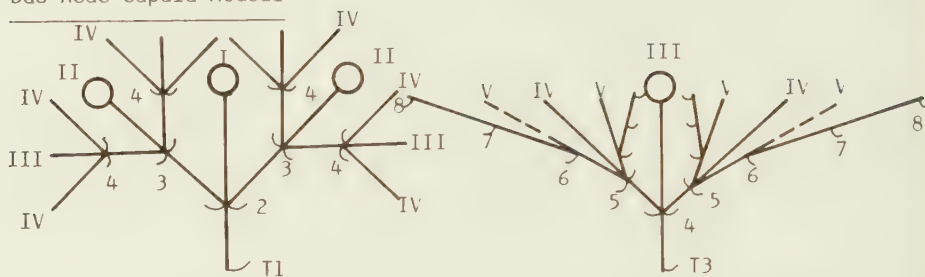
Abb. 86
Querschnittserie durch
eine weibliche Blüte von
L. celebicus vom 3. Au-
gust 1977

* Uebergang zwischen einem
und zwei Karpellen

Abkürzungen wie in Abb. 81

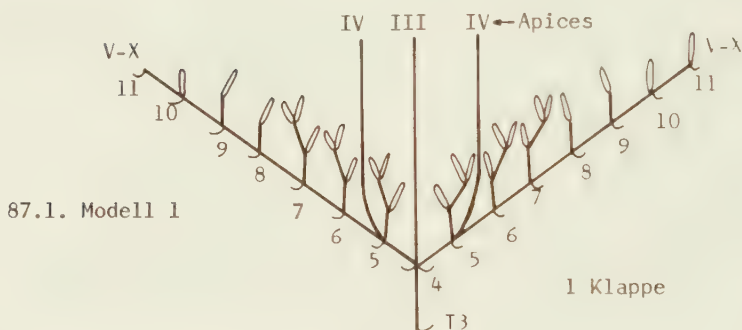


Das neue Cupula-Modell



PI mit vier Klappen

bei zusätzlicher Blüte



87.1. Modell 1

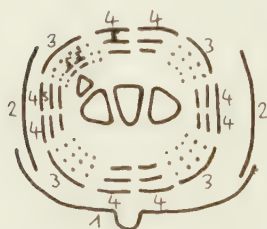
1 Klappe

Abb. 87

Castanea sativa

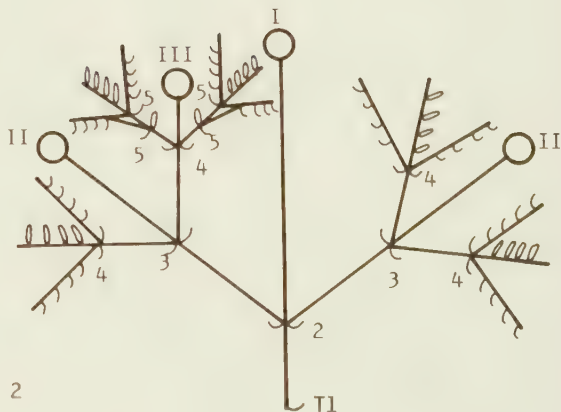
◊ Stachelgruppe

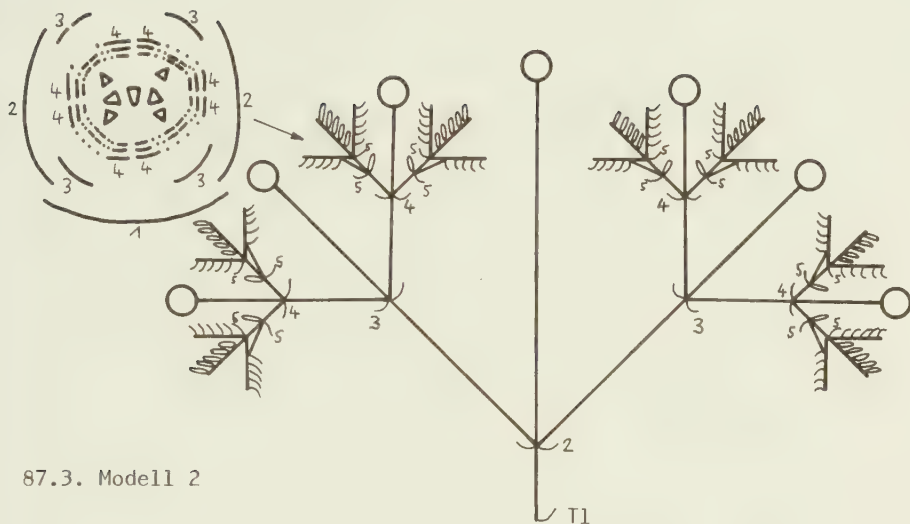
⌞ Schuppe



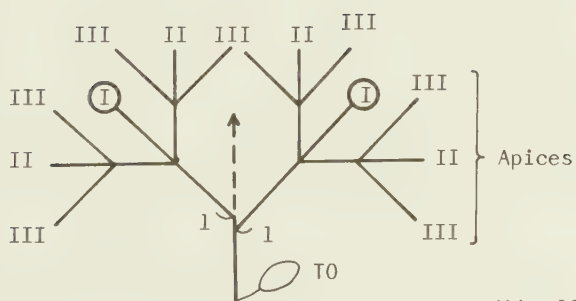
⊞ Stachelgruppen

87.2. Modell 2



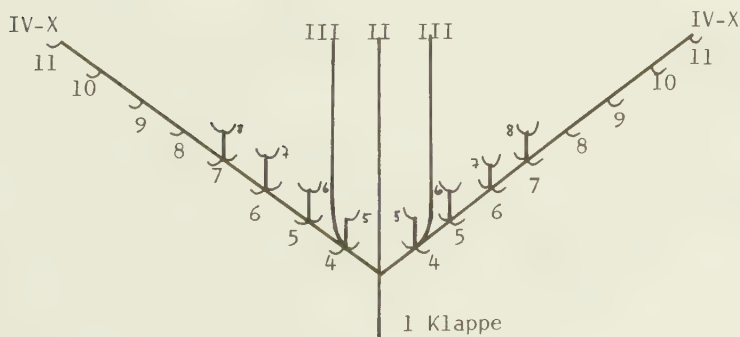


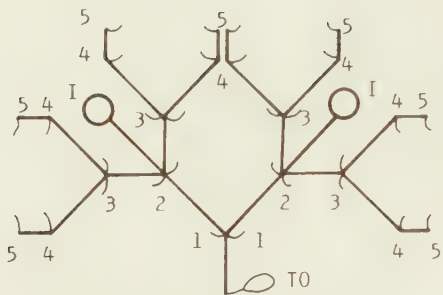
87.3. Modell 2



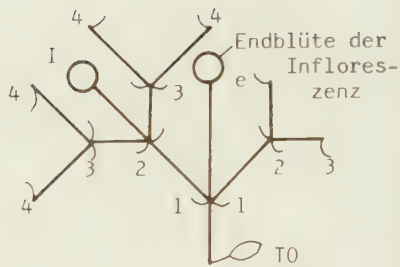
Infloreszenz mit vier Klappen

Abb. 88: *Fagus sylvatica*



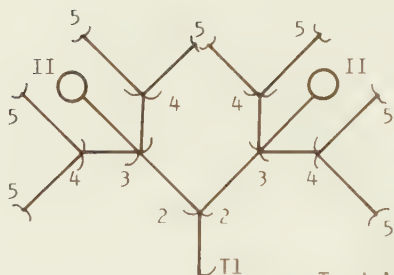


N. menziesii



N. solandri

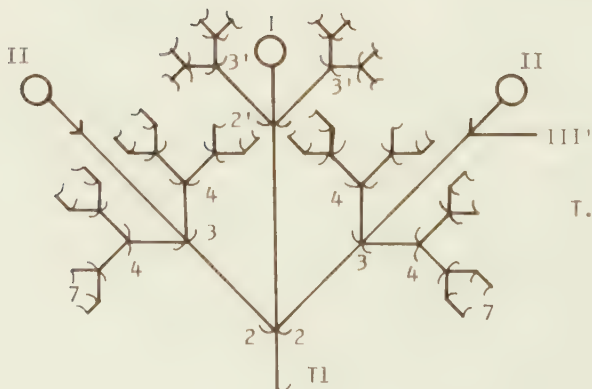
Abb. 89: Nothofagus



T. doichangensis

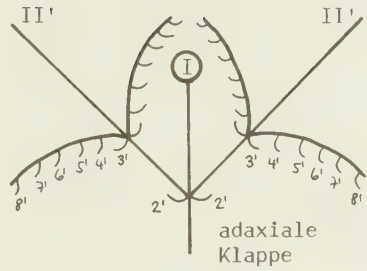
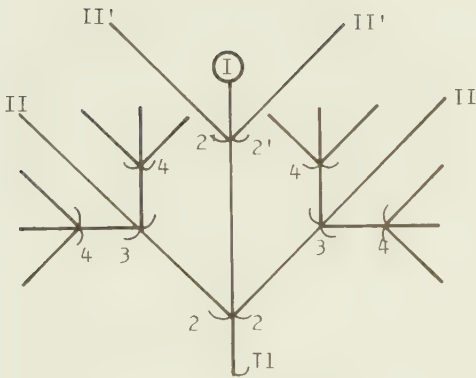


Abb. 90: Trigonobalanus

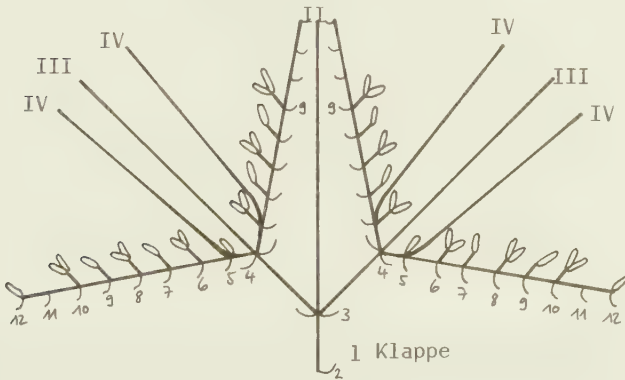


T. verticillata

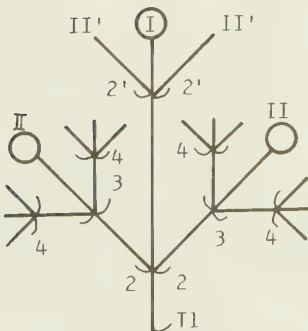
Abb. 91: Castanopsis



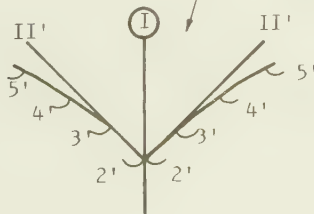
C. acuminatissima



Stachelgruppe



C. hystrix
(Aufbau wie bei Castanea, aber
zusätzliche adaxiale Klappe)



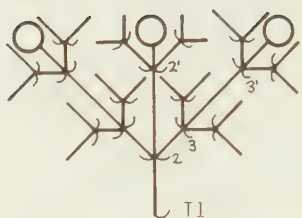


Abb. 92
Chrysolepis chrysophylla

◊ Stachelgruppen

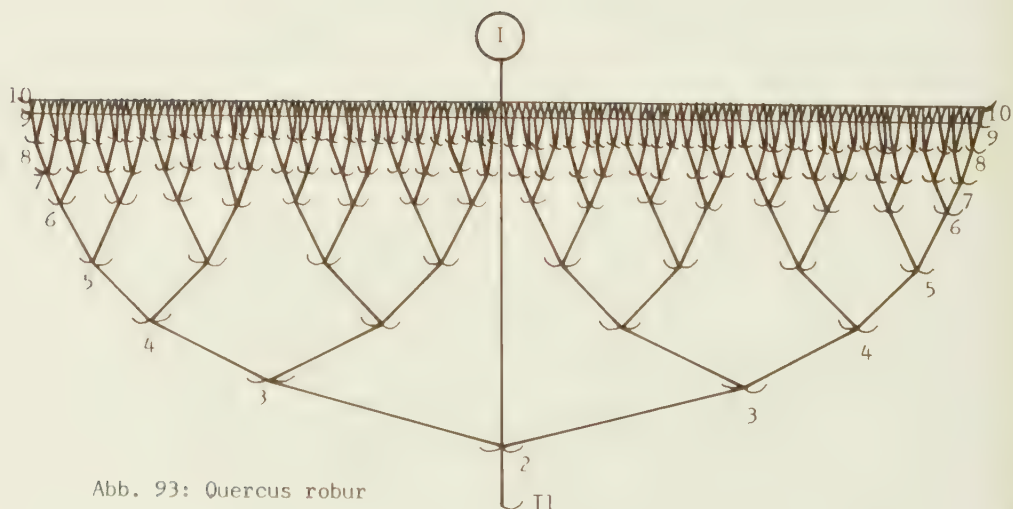
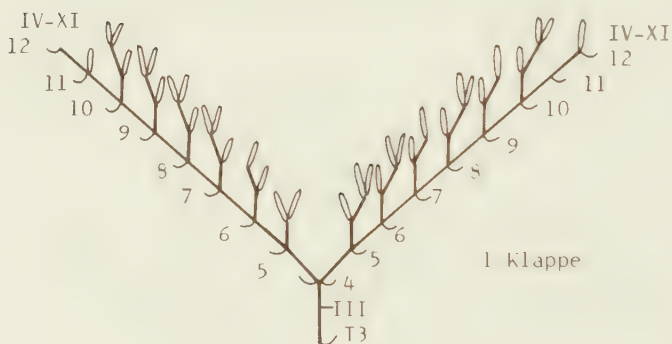


Abb. 93: *Quercus robur*

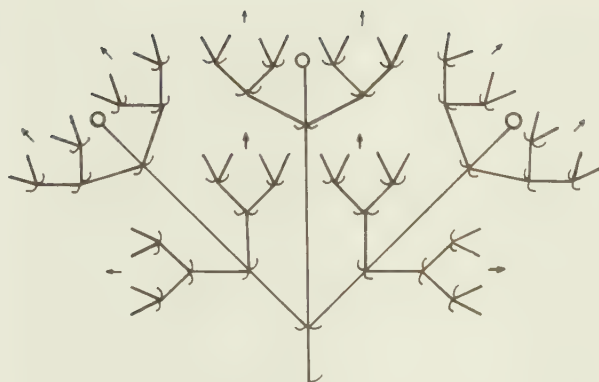


Abb. 94
Generalisiertes
Schema mit allen
möglichen Achsen
und Anhängseln

95.1. Brakteen:



Abb. 95
Anhangsorgane der Cupula

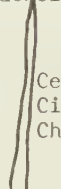
95.2.
fädige
Schuppen



95.3.
blattartige
Schuppen



95.4.
Stacheln



- | | |
|-----|----------------|
| F | Fagus |
| N | Nothofagus |
| T | Trigonobalanus |
| Cea | Castanea |
| Cis | Castanopsis |
| Ch | Chrysolepis |
| L | Lithocarpus |
| Q | Quercus |

95.5. Fusionen:



95.7. ohne Anhängsel: bei
Castanopsis inermis be-
obachtet (Abb. 82.2.)

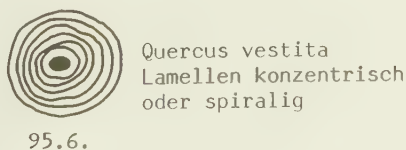


Abb. 96: *Fagus sylvatica*

- 96.1. weibliche Blüte vom 3. Mai 1970 (Blütezeit) mit drei Griffelästen
- 96.2. Ausschnitt eines Griffelastes (3. Mai 1970): Narbenoberfläche, beginnender Ventralspalt
- 96.3. männliche Infloreszenz vom 13. Juli 1979, Infloreszenzachse in einen kleinen Höcker (e) auslaufend
- 96.4. männliche Infloreszenz vom 13. Juli 1979, zwei zymös verzweigte PI
- 96.5. männliche Infloreszenz mit "weiblichem" Dichasialwinkel α (Uebergang), 3. August 1979
- 96.6.-8. weibliche Infloreszenz, Cupularklappen mit Apices (II, III) und beginnender Schuppenbildung (4 und folgende), 96.6. und 7.: 3. August 1979, 96.8.: 10. August 1979

Abb. 97: *Castanea sativa*

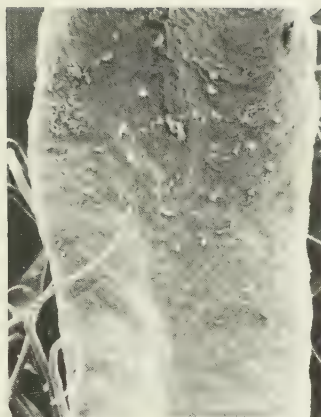
- 97.1. punktförmige Narbe (27. Juni 1978)
- 97.2. normale männliche PI vom 3. Mai 1978, neben den sieben dichasial angeordneten Blüten zusätzliche Anlagen vierter Ordnung
- 97.3. männliche PI mit zwei verwachsenen Blütenanlagen dritter Ordnung (3. Mai 1978)
- 97.4. unterste PI eines männlichen Kätzchens vom 29. Mai 1980, das direkt unterhalb der androgyne steht ("weiblicher" Dichasialwinkel α , Uebergang)
- 97.5. Anlage einer sehr wahrscheinlich weiblichen PI vom 3. Mai 1978
- 97.6.-8. weibliche PI, Cupularklappen mit Apices (III, IV), 96.6.: 18. Mai 1978, 97.7. und 8.: 29. Mai 1980

Abb. 98: *Quercus robur*

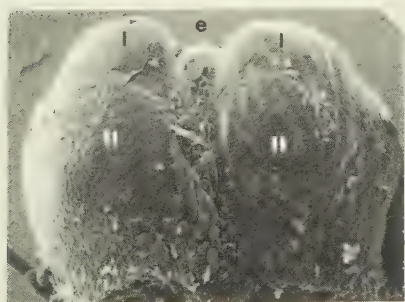
- 98.1. Griffeläste mit Ventralspalt (24. Mai 1970)
- 98.2. Narbenoberfläche (24. Mai 1970)
- 98.3. Anlage von weiblicher Blüte (b) und Cupula (c, 5. April 1978)
- 98.4. weibliche Blüte mit Cupula vom 26. April 1970 (keine Cupularapices, Cupula-Höcker $\rightarrow$ Anlagen von Anhängseln (T2 und folgende)
- 98.5./98.6. weibliche Blüten mit Cupula vom 3. Mai 1970



96.1.
500 μm



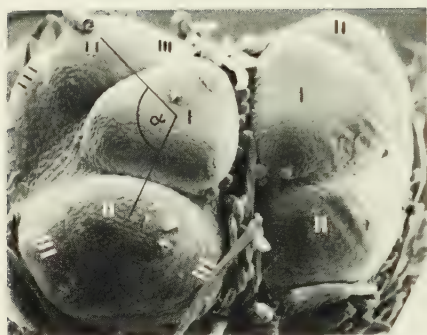
96.2.
50 μm



96.3.
50 μm



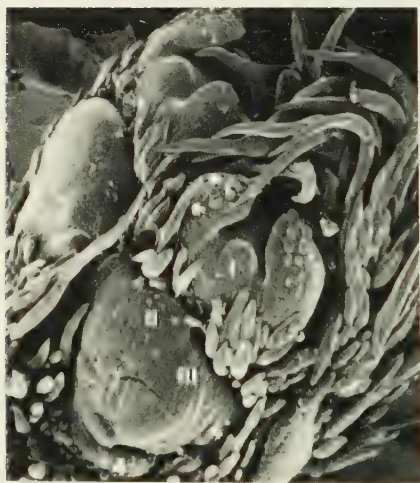
96.4.
50 μm



96.5.



96.6.

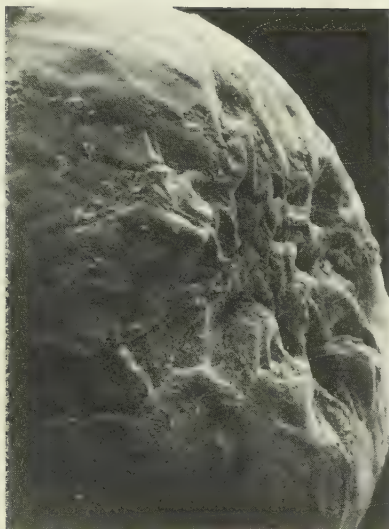


96.7.



96.8.

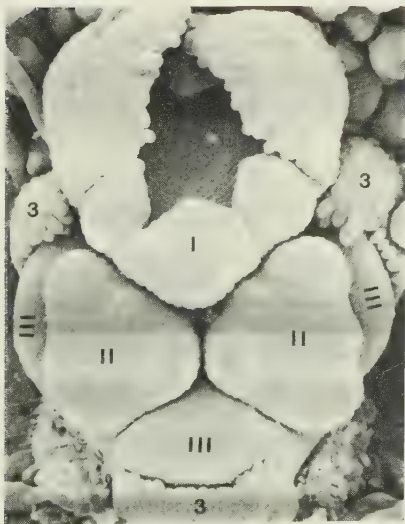




97.1.
10 μm



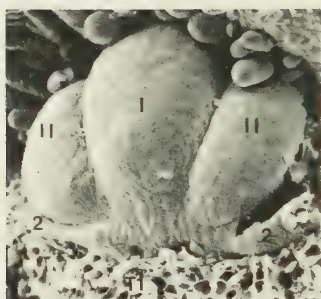
97.2.
100 μm



97.3.
50 μm



97.4.
100 μm



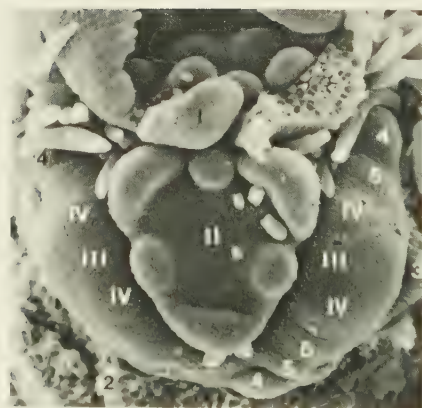
97.5.

50 μm



97.6.

50 μm



97.7.

50 μm

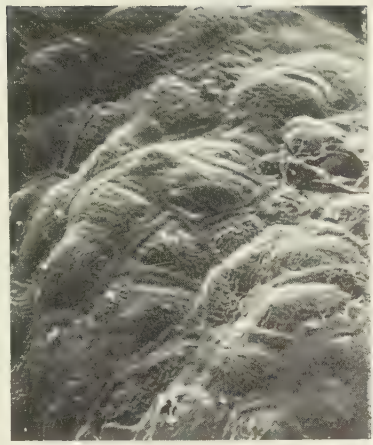


97.8.

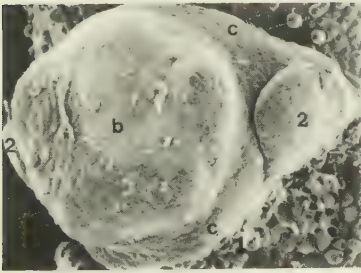
50 μm



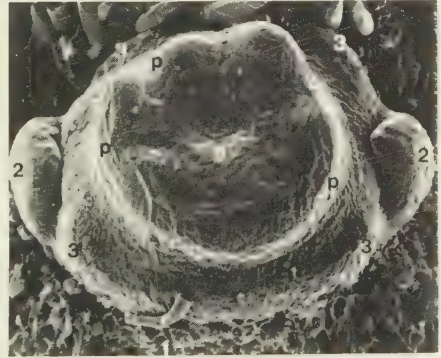
98.1. $\overline{200\ \mu\text{m}}$



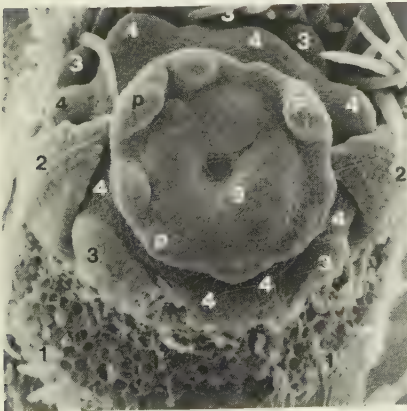
98.2. $\overline{10\ \mu\text{m}}$



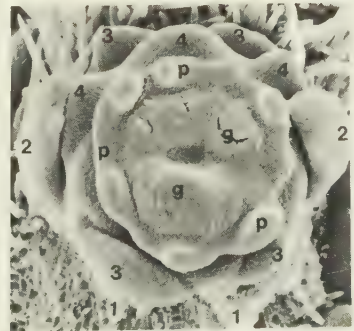
98.3. $\overline{50\ \mu\text{m}}$



98.4. $\overline{50\ \mu\text{m}}$



98.5. $\overline{100\ \mu\text{m}}$
g: Gynoecium, p: Perianth



98.6. $\overline{100\ \mu\text{m}}$

CURRICULUM VITAE

Beat Samuel Fey, geboren am 13. Januar 1951 in Lenzburg AG und Bürger von Lenzburg

Bildungsgang:

1958 - 1963 Primarschule in Lenzburg

1963 - 1967 Bezirksschule in Lenzburg

1967 - 1970 Kantonsschule in Aarau (Matura Typus C)

1970 - 1976 Studium mit Hauptfach Systematische Botanik an der Universität Zürich

1976 Diplom der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich, Thema der Diplomarbeit unter Leitung von Herrn Prof. Dr. P.K. Endress: "Untersuchungen zur Ontogenese der weiblichen Blüte und Embryologie bei *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae) und ihre Bedeutung für die Systematik"

1977 Diplom für das höhere Lehramt

Anstellungen am Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich:

WS 1977/78 und SS 1978 Kursassistent

Okt. 1978 bis Aug. 1980 Halbassistent

ab Aug. 1980 Lehrer an der Kantonsschule Hochdorf LU

1976 - 1981 Arbeit an der Dissertation unter Leitung von Herrn Prof. Dr. P.K. Endress

Während meines Studiums besuchte ich bei folgenden Dozenten Vorlesungen, Kurse und Praktika:

R. Bachofen, J. Biegert, E. Brun, H. Burla, P.S. Chen, H.R. Christen, C.D.K. Cook, P.K. Endress, C.H. Eugster, M. Greuter, E. Hadorn, H. Hediger, H.-J. Hediger, H.R. Hohl, R. Hunsperger, H. Irminger, E. Jungen-Hauschteck, H. Jungen, C.U. Kramer, S. Kubik, I. Mendoza-Heuer, H.R. Oswald, D. Rast, O. Rohweder, W. Sauter, H. Schaeppi, J. Schlittler, V. Schmid, H.H. Staub, K. Strebel, B. Stüssi, P. Tardent, E. Thomas, B. van der Waerden, H. Wanner, H. Werner, P. Wolfer, O. Woodtli, A. Wyler

